

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Botanika



Bc. Anna Růžicková

***Studium druhové bohatosti a složení společenstev mechorostů na velmi malé prostorové škále
v souvislosti s in situ měřeným mikroklimatem***

*The study of bryophyte species richness and community composition on a very fine spatial scale
connected to in situ measured microclimate*

Diplomová práce

Vedoucí práce: Mgr. Matěj Man

Praha, 2021

Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala svému školiteli Matěji Manovi za jeho odborné vedení, vstřícný přístup a veškerý čas, který mi věnoval. Děkuji, že jsem se na něj mohla kdykoli obrátit s prosbou o radu a vždy jsem se setkala s ochotou, podporou a snahou o konstruktivní řešení problémů.

Dále bych chtěla poděkovat Zdeňku Soldánovi za jeho obětavou pomoc s určováním mechorostů, veškeré poskytnuté konzultace a laskavost, s jakou se mnou jednal. Děkuji také Kláře Koupilové za pomoc se statistickým zpracováním dat. Inspirativní podněty mi dále nabídli Ludmila Havrdová a Karel Černý, velmi jim tímto děkuji. Za poskytnutí informací týkajících se Národního parku České Švýcarsko děkuji Daně Věbrové ze Správy Národního parku České Švýcarsko.

Velký dík patří všem přátelům, kteří mě během psaní této diplomové práce povzbuzovali. Zvláště bych chtěla poděkovat Štěpánce Žárové, která mi pomohla s korekturou textu.

Největší dík ale patří mé rodině (i té čtyřnohé). Bez zázemí, materiálního i duševního, které mi poskytuje celý můj život, bych tuto diplomovou práci nikdy nedokázala vypracovat. Robinu Šemotlovi pak děkuji za jeho nadhled, velkorysost a klid, který mi dodává.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 23. 4. 2021

.....

Bc. Anna Růžičková

ABSTRAKT

Život mechorostů je těsně spjat s okolním prostředím. Na mikroškále změny atmosférických podmínek bezprostředně ovlivňují fyziologické funkce mechorostů a v důsledku tak určují jejich rozšíření. Díky rozvoji technologií je dnes možné měřit mikroklima působící na mechorosty přímo v terénu. Přesto bylo doposud publikováno minimum studií zkoumajících reakci mechorostů na *in situ* měřené mikroklima.

Tato diplomová práce jako jedna z prvních v Evropě přináší data ze souvislého *in situ* měření mikroklimatu na škále relevantní pro mechorosty. Zabývám se v ní vlivem mikroklimatu na druhovou bohatost a složení společenstev mechorostů v jediné rokli v Národním parku České Švýcarsko. Po dobu 17 měsíců jsem pomocí 38 dataloggerů typu HOBO Pro v2 Onset zaznamenávala teplotu a vlhkost vzduchu ve výšce 10 cm nad zemí. Na dvou různě velkých výzkumných plochách (kruh o poloměru 1 nebo 2 m) kolem každého z dataloggerů jsem provedla detailní bryologické snímkování. Mikroklima je ovlivňováno topografií a charakterem vegetace, proto jsem pro každou z ploch odvodila z digitálního modelu terénu (rozlíšení 1 m) údaje o topografii, z hemisférických fotografií jsem vypočítala otevřenost stanoviště a zaznamenala jsem zde pokryvnost cévnaté vegetace.

Pomocí technik mnohorozměrné ordinace a lineární regrese jsem zjistila, že vliv mikroklimatu na druhovou bohatost a složení společenstev mechorostů se liší, a to i v závislosti na velikosti prostorové škály nebo substrátu. Mikroklima signifikantně vysvětlí až 32 % variability v druhové bohatosti mechorostů, ale jeho vliv na složení společenstev mechorostů není signifikantní. Tam hraje větší roli topografie, která signifikantně vysvětlí až 21 % variability v druhovém složení mechorostů. Klíčové mikroklimatické faktory souvisí s evaporačním stresem, výskytem vysokých teplot a kolísáním mikroklimatických podmínek. Odhad mikroklimatických podmínek na základě topografických charakteristik je pro studium ekologie mechorostů nedostatečný. Vliv mikroklimatu je výraznější na větší prostorové škále, na menší prostorové škále hrají pravděpodobně větší roli stochastické procesy. Nejcitlivější reakci na mikroklima jsem zaznamenala u mechorostů rostoucích na skále a mrtvém dřevě.

Klíčová slova: mechorosty, mikroklima, teplota, vlhkost vzduchu, druhová bohatost, složení společenstev, malá prostorová škála, digitální model terénu, Národní park České Švýcarsko

ABSTRACT

The life of bryophytes is closely connected with their surrounding environment. Changes in atmospheric conditions on the microscale directly affect the physiological functions of bryophytes, which in turn determine their distribution. The current development of technologies allows us to measure the microclimate affecting bryophytes directly in the field. Nevertheless, there have not been many studies published examining the response of bryophytes to *in situ* measured microclimate.

This diploma thesis is one of the first in Europe to provide data from continuous field microclimatic measurement performed on a scale relevant to bryophytes. It deals with the influence of the microclimate on the bryophyte species richness and community composition within a single gorge in the Bohemian Switzerland National Park. For 17 months, 38 HOBO Pro v2 Onset dataloggers were recording air temperature and air humidity 10 cm above the ground. I performed detailed bryological survey on two differently sized plots (circle with a radius of 1 or 2 m) around each of the dataloggers. The microclimate is influenced by the topography and character of the vegetation, therefore I derived topographical data from a digital terrain model (resolution of 1 m), calculated the canopy openness using hemispherical photographs and recorded vascular vegetation cover.

Using multidimensional ordination and linear regression techniques, I found that the effect of the microclimate on bryophyte species richness and community composition in study area varies, depending also on the size of the spatial scale or substrate. The microclimate significantly explains up to 32 % of the variability in the species richness of bryophytes, but its influence on the community composition is not significant. In the case of bryophyte community composition, topography is more important, as it significantly explains up to 21 % of the variability. Key microclimatic factors are related to evaporative stress, the occurrence of high temperatures and microclimatic fluctuations. Estimating microclimatic conditions based on topography is insufficient for studying bryophyte ecology. The influence of microclimate is more pronounced on larger spatial scales, on smaller ones, stochastic processes probably play a bigger role. I recognized the most sensitive reaction to microclimate in bryophytes dwelling on rock and dead wood.

Key words: bryophytes, microclimate, temperature, air humidity, species richness, community composition, fine spatial scale, digital terrain model, Bohemian Switzerland National Park

OBSAH

| | |
|---|----|
| 1. ÚVOD | 1 |
| 2. CÍLE PRÁCE | 3 |
| 3. LITERÁRNÍ REŠERŠE..... | 3 |
| 3.1 Vliv vybraných abiotických faktorů na fyziologii mechorostů | 3 |
| 3.1.1 Dostupnost vody, teplota a světlo..... | 3 |
| 3.1.2 Substrát a jeho pH | 5 |
| 3.2 Prostorová škála studia interakcí mechorostů s prostředím..... | 6 |
| 3.3 Mechorosty a mikroklima | 8 |
| 3.3.1 Sezónní variabilita mikroklimatu | 8 |
| 3.3.2 Mikroklima v lesních ekosystémech | 8 |
| 3.3.3 Vliv mikroklimatu na výskyt, diverzitu a složení společenstev mechorostů..... | 9 |
| 3.4 Zdroje mikroklimatických dat | 11 |
| 3.4.1 Měření mikroklimatu a využití technik dálkového průzkumu | 11 |
| 3.4.2 Modelování mikroklimatu | 12 |
| 3.4.3 Mikroklimatická měření v ekologii mechorostů | 13 |
| 3.4.4 Mikroklimatický výzkum na území Národního parku České Švýcarsko | 14 |
| 4. METODIKA..... | 16 |
| 4.1 Charakteristika studovaného území..... | 16 |
| 4.1.1 Národní park České Švýcarsko | 16 |
| 4.1.2 Bryoflóra Národního parku České Švýcarsko | 18 |
| 4.2 Výběr lokality a založení výzkumných ploch | 20 |
| 4.3 Sběr a příprava dat..... | 21 |
| 4.3.1 Mikroklimatická data..... | 21 |
| 4.3.2 Druhová data | 23 |
| 4.3.3 Topografická data..... | 24 |
| 4.3.4 Hemisférické fotografie..... | 27 |
| 4.3.5 Odběr půdních vzorků a stanovení pH | 28 |
| 4.4 Statistické zpracování dat..... | 29 |
| 4.4.1 Výběr environmentálních prediktorů | 29 |
| 4.4.2 Explorace a vizualizace struktury dat – neomezená ordinace | 31 |
| 4.4.3 Modely druhové bohatosti mechorostů – mnohonásobná lineární regrese | 32 |
| 4.4.4 Modely druhového složení společenstev mechorostů – omezená ordinace | 34 |
| 4.4.5 Rozklad variability mezi skupinami environmentálních prediktorů | 36 |
| 4.4.6 Modely pro konkrétní mikroklimatické prediktory | 37 |

| | |
|--|----|
| 4.4.7 Analýza vlivu mikroklimatu na mechorosty na různých typech substrátu | 37 |
| 5. VÝSLEDKY | 38 |
| 5.1 Mikroklimatická měření | 38 |
| 5.1.1 Teplota..... | 38 |
| 5.1.2 Vlhkost vzduchu, evaporační stres | 40 |
| 5.2 Bryologické snímkování..... | 43 |
| 5.3 Explorace a vizualizace struktury dat..... | 45 |
| 5.3.1 Gradient environmentálních podmínek | 45 |
| 5.3.2 Gradient druhového složení společenstev mechorostů..... | 47 |
| 5.4 Vliv environmentálních prediktorů na druhovou bohatost a složení společenstev mechorostů v závislosti na velikosti prostorové škály | 53 |
| 5.5 Vztah mezi mikroklimatem, topografií a vegetačním zápojem v kontextu vlivu na mechorosty | 55 |
| 5.6 Vliv konkrétních mikroklimatických prediktorů | 57 |
| 5.7 Vliv mikroklimatu na druhovou bohatost a složení společenstev mechorostů v závislosti na typu substrátu | 58 |
| 6. DISKUZE | 59 |
| 6.1 Odpověď mechorostů na mikroklima a role dalších environmentálních faktorů | 59 |
| 6.1.1 Bryoflóra lokality v kontextu zaznamenaných mikroklimatických podmínek..... | 59 |
| 6.1.2 Rozdílný vliv mikroklimatu a topografie na druhovou bohatost a složení společenstev mechorostů | 61 |
| 6.1.3 Překryv vlivu mikroklimatu a topografie na mechorosty a role vegetačního zápoje | 66 |
| 6.1.4 Významné mikroklimatické prediktory..... | 67 |
| 6.1.5 Odpověď mechorostů na mikroklima na různých typech substrátu | 69 |
| 6.2 Limity designu diplomové práce | 70 |
| 7. ZÁVĚR..... | 71 |
| 8. LITERATURA..... | 73 |
| 9. PŘÍLOHA..... | 89 |

SEZNAM POUŽITÝCH ZKRATEK

| | |
|-------------------------|---|
| AIC | <i>Akaike information criterion</i> , Akaikeho informační kritérium |
| ANOVA | <i>analysis of variance</i> , analýza rozptylu |
| CO | <i>canopy openness</i> , otevřenost stanoviště |
| DAH | <i>diurnal anisotropic heating</i> , ohřev terénu během dne |
| db-RDA | <i>distance-based redundancy analysis</i> , redundanční analýza založená na vzdálenosti |
| DEM | <i>digital elevation model</i> , digitální elevační model |
| DPZ | dálkový průzkum Země |
| DTM | <i>digital terrain model</i> , digitální terénní model |
| GLM | <i>generalized linear model</i> , zobecněný lineární model |
| GPS | <i>global positioning system</i> , globální polohový systém |
| LM | <i>linear model</i> , lineární model |
| NMDS | <i>non-metric multidimensional scaling</i> , nemetrické mnohorozměrné škálování |
| NPČŠ | Národní park České Švýcarsko |
| PAR | <i>photosynthetically active radiation</i> , fotosynteticky aktivní záření |
| PC | <i>principal component</i> , hlavní komponenta |
| PCA | <i>principal component analysis</i> , analýza hlavních komponent |
| PCoA | <i>principal coordinates analysis</i> , analýza hlavních koordinát |
| PRC | herbářové sbírky Univerzity Karlovy v Praze |
| RDA | <i>redundancy analysis</i> , redundanční analýza |
| RH | <i>relative humidity</i> , relativní vzdušná vlhkost |
| SAR | <i>species-area relationship</i> |
| SD | <i>standard deviation</i> , směrodatná odchylka |
| SDM | <i>species distribution modelling</i> , modelování výskytu druhů |
| SIE | <i>small-island effect</i> |
| SVF | <i>sky view factor</i> , podíl viditelné části oblohy |
| T_{air} | <i>air temperature</i> , teplota vzduchu |
| TPI | <i>topographic position index</i> , topografický poziční index |
| T_{soil} | <i>soil temperature</i> , půdní teplota |
| TWI | <i>topographic wetness index</i> , topografický vlhkostní index |
| VDCN | <i>vertical distance to channel network</i> , výška nad říční sítí |
| VPD | <i>vapor pressure deficit</i> , sytostní doplněk vzduchu |

1. ÚVOD

Mechorosty jsou starobyrou skupinou organismů, jejíž evoluční historie je provázána s ranou historií rostlin v suchozemském prostředí (Vanderpoorten & Goffinet 2009), a tedy i s počátkem vývoje dnešní podoby terestrických ekosystémů (Shaw & Renzaglia 2004). Sdružují tři linie nejasného fylogenetického postavení: mechy (Bryophyta), játrovky (Marchantiophyta) a hlevíky (Anthocerotophyta) (De Sousa et al. 2018; Qui et al. 2006). Vyznačují se heteromorfní rodozměnou s převahou gametofytu (Shaw & Renzaglia 2004) a s více než 20 000 druhy tvoří druhou největší skupinu suchozemských rostlin (Goffinet & Shaw 2009).

Mechorosty se vyskytují na všech kontinentech světa a obsazují širokou škálu stanovišť od xerických po vodní (Renzaglia et al. 2007). V mikroměřítku vytváří vlastní rozmanitá společenstva. V některých typech ekosystémů jsou dominantní složkou vegetace, největší biomasu tvoří v boreálních oblastech severní polokoule (rod *Sphagnum*), a nezanedbatelnou měrou se tak podílí na globálním koloběhu látek (Clymo 1970; Halsey et al. 2000; Turetsky 2003). Přesto je ekologie mechorostů jako formální vědecký obor poměrně mladá. Navzdory velkým pokrokům za posledních několik desetiletí je pochopení interakcí mezi mechorosty a prostředím stále omezené a řada publikovaných informací je roztroušena ve studiích zabývajících se primárně cévnatými rostlinami (Pharo & Beattie 2001).

Rozšíření organismů je determinováno mnoha procesy, od evolučních a biogeografických po ekologické a stochastické (Økland et al. 2003; Sulyma & Coxson 2001). Základním faktorem ovlivňujícím distribuci organismů je jejich schopnost disperze (Hutsemekers et al. 2008; Wolfenbarger 1946). Mechorosty mají díky malým a lehkým diasporám velký potenciál generativního (pohlavního) i vegetativního (nepohlavního) šíření (Zanatta et al. 2020). Pohlavně se rozmnožují pomocí jednobuněčných spor o průměrné velikosti 10-20 μm , které produkuje tobolka běžně v počtech od stovek tisíc po miliony (Frahm 2008). Spory se mohou šířit vzdušnými proudy i na velké vzdálenosti, i když většina spor obvykle dopadne v blízkosti mateřské rostliny (Hutsemekers et al. 2008). Nepohlavně se mechorosty rozmnožují rozmanitými způsoby, od prosté fragmentace stélky či jejich částí po rozšiřování pomocí gem (množilek) (Laaka-Lindberg et al. 2003). Vegetativní diasporý mají sice kvůli své větší velikosti menší potenciál k šíření na velké vzdálenosti než generativní spory, disponují ale lepší schopností uchytit se a přežít na nově osídleném stanovišti (Kimmerer 1994; Löbel & Rydin 2010). Dle charakteru disperze lze u mechorostů očekávat široké areály rozšíření. To ovšem platí jen pro část druhů. Mnoho druhů má navzdory bohaté produkci drobných diaspor areály výskytu velmi omezené, což může mít mnoho rozmanitých příčin, např. úzké ekologické niky, konkurenční tlak jiných skupin organismů či extinkční události (Frahm 2008).

Distribuci a diverzitu organismů ovlivňuje také množství environmentálních činitelů. Výskyt mechorostů je spíše než dostupností zdrojů dán podmínkami prostředí (Frego & Carleton 1995), které působí na různých úrovních. Na globální a regionální škále je zásadní klima (Caners et al. 2010; Henriques et al. 2016; Medina et al. 2014). Na lokální škále výskyt mechorostů ovlivňuje např. historie

obhospodařování krajiny (Friedel et al. 2006; Hofmeister et al. 2015; McCune et al. 2020; Ódor & Standovár 2001), kontinuita (Wierzcholska et al. 2020) či fragmentace biotopů (Gignac & Dale 2005). Na stanovištní škále hraje důležitou roli substrát (Caruso & Rudolphi 2009; Mills & Macdonald 2004; Tyler & Olsson 2016; Tyler et al. 2018), topografie (Dahlberg et al. 2014; Darell & Cronberg 2011; Spitale 2016), druhová skladba a struktura vegetace (Király et al. 2013; Manríquez et al. 2020; Ódor et al. 2014), světelné podmínky (Holz et al. 2002), vodní režim (Hylander et al. 2002; Kuglerová et al. 2016) a další. Protože mechorosty nedisponují adaptacemi umožňujícími efektivně se vyrovnávat s kolísáním atmosférických podmínek a jejich životní funkce jsou tak bezprostředně provázány s okolím (Dahlberg et al. 2014; Oliver et al. 2005), hraje na mikroškále významnou roli především mikroklima (Stewart & Mallik 2006).

Mikroklima je soubor klimatických podmínek panujících na rozhraní země a atmosféry (Geiger et al. 2009). Mezi základní faktory, které ho charakterizují, patří vzdušná a půdní teplota a vlhkost, intenzita a spektrální složení světla nebo rychlost větru (Bramer et al. 2018). Mikroklima v sobě odráží spleť sítí vzájemných interakcí mezi abiotickými a biotickými vlivy prostředí (Kovács et al. 2017). Na malé prostorové škále představuje dlouhodobý charakter stavu atmosféry ve vrstvě bezprostředně ovlivňované vlastnostmi pod ní ležícího povrchu a jeho typickou variabilitu (Barry & Blanken 2016; Rotach & Calanca 2002).

Mnoho bryologických studií hovoří o mikroklimatu nepřímo – pro odhad mikroklimatických podmínek se zejména dříve využívaly zástupné topografické (Spitale 2016) či strukturně-stanovištní proměnné (Friedel et al. 2006; Raabe et al. 2010; Sulyma & Coxson 2001), protože přímé měření mikroklimatu bylo technicky náročné a finančně nedostupné (Bramer et al. 2018). V současnosti je díky technickému pokroku možné měřit mikroklima souvisle s velkou přesností přímo v terénu, na škále relevantní pro dané organismy (Wild et al. 2019). Mechorostry jsou díky svým specifickým vlastnostem na mikroklima citlivější než cévnaté rostliny (kapitola 3.1), a představují tak ideální modelové organismy pro studium vlivu mikroklimatu (Spitale et al. 2020). Práci zabývajících se souvislostí *in situ* měřeného mikroklimatu s distribucí mechorostů je přesto minimum. Může to souviset s obtížemi spojenými s nenápadností a obtížným určováním mechorostů (Callaghan 2012). Výrazně převažují výzkumy z tropů (např. Kraichak 2014; Sonnleitner et al. 2009; Sporn et al. 2009) a až na několik výjimek (Fenton & Frego 2005; Frego & Carleton 1995; Tábořská et al. 2020, Man et al. in prep.) chybí studie z mírného podnebného pásu. Tato diplomová práce se tak vydává jen málo prošlapanou stezkou.

2. CÍLE PRÁCE

Cílem této diplomové práce je pokusit se zodpovědět následující otázky:

1. Jaký je vliv *in situ* měřeného mikroklimatu na druhovou bohatost a druhové složení společenstev mechorostů? Liší se reakce mechorostů na mikroklima v závislosti na velikosti prostorové škály?
2. Jaký je vztah mezi mikroklimatem a topografií v kontextu vlivu na mechorosty? Přináší měřené mikroklima ve vztahu k výskytu a rozšíření mechorostů nové informace nad rámec údajů odvozených z digitálního modelu terénu? A jakou roli v této otázce hraje vegetační zápoj?
3. Které konkrétní mikroklimatické faktory mohou být významné pro distribuci mechorostů?
4. Liší se vliv *in situ* měřeného mikroklimatu na druhovou bohatost a druhové složení společenstev mechorostů na různých typech substrátu?

3. LITERÁRNÍ REŠERŠE

3.1 Vliv vybraných abiotických faktorů na fyziologii mechorostů

3.1.1 Dostupnost vody, teplota a světlo

O těsné vazbě mechorostů na okolní prostředí svědčí řada experimentálních studií z kontrolovaných podmínek, které se zabývají vlivem teploty, světla a dostupnosti vody na fotosyntézu a respiraci (Davey & Rothery 1997; Uchida et al. 2002), růst (Busby et al. 1978; Dilks & Proctor 1975), disperzi (Johansson et al. 2016) a další fyziologické procesy, které v důsledku určují rozšíření mechorostů (Ódor et al. 2014). Protože přímý vliv těchto tří zmíněných faktorů ovlivňuje mechorosty nejvíce na úrovni mikroškály, můžeme v ekologii souhrnně hovořit o vlivu mikroklimatu.

Ve způsobu hospodaření s vodou se mechorosty vydaly zcela odlišnou cestou než cévnaté rostliny (Vanderpoorten & Goffinet 2009). U některých skupin sice lze najít vodivé systémy funkčně srovnatelné s cévnatými rostlinami (Brodribb et al. 2020), ale pravé cévní svazky mechorosty nemají. Rhizoidy (přichytná vlákna) mechorostů nejsou analogické kořenům cévnatých rostlin, mají pouze přichycovací funkci. Živiny mechorosty přijímají celým povrchem stélek, zejména z atmosférických srážek (Glime 2017; Proctor 2000). Vodu transportují převážně v kapilárních prostorech vně stélky (ektohydrie) a stav hydratace stélky závisí na obsahu vody v okolí (poikilohydrie). Schopnost mechorostů bránit se ztrátám vody je omezená, a proto vyvinuly řadu adaptací na toleranci desikace (vyschnutí), které jim umožňují přežít periody sucha a rychle obnovit metabolismus po rehydrataci (Alpert 2000; Schonbeck & Bewley 1981). Jde například o produkci specifických proteinů napomáhajících rychlé opravě desikačních poškození (Oliver & Bewley 1984; Zeng 2002), mechanismy zajišťující integritu a zachování správné funkce buněčných membrán a organel (Platt et al. 1994) či řadu anatomicko-morfologických

přizpůsobení (např. přítomnost hyalinních buněk schopných akumulovat velké množství vody a za sucha zvyšujících albedo) (Glime 2017).

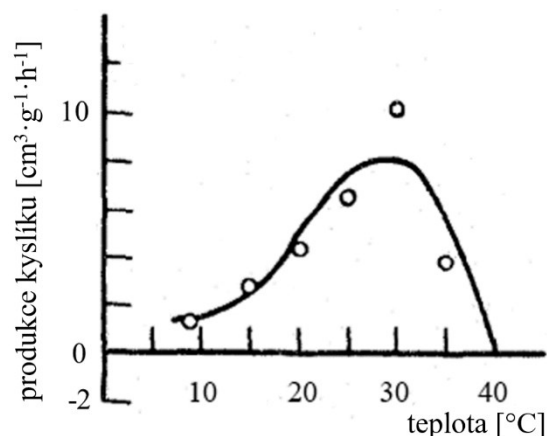
Těsná vazba mechorostů na vodu souvisí také s jejich drobnými rozměry. Nedokážou syntetizovat lignin pro výztuhu stélek a vzrůst je limitován i závislostí pohlavního rozmnožování na vodním prostředí (Glime 2017). Mechorosty jsou v průměru přibližně o dva řády menší než cévnaté rostliny, v poměru k biomase stélky mají ale mnohem větší povrch pro odpar (Goffinet & Shaw 2009; Rice et al. 2001). Proto jejich kauloidy (lodyžky) tvoří nahloučené porosty, což napomáhá zadržovat vodu v kapilárních prostorách mezi nimi (Bates 1998; Michel et al. 2012). Plného turgoru buňky mechorostů dosahují až při velmi vysoké vzdušné vlhkosti – dle León-Vargasové et al. (2006) při relativní vzdušné vlhkosti (*relative humidity*, RH) vyšší než 98,5 %, a proto je okamžitá dostupnost externí zásoby vody velmi důležitá pro zajištění plynulého průběhu fotosyntézy (Zotz et al. 2000). Relativní vzdušná vlhkost je dána poměrem okamžitého obsahu vodní páry ve vzduchu a maximálního možného obsahu vodní páry ve vzduchu při dané teplotě (Tolasz et al. 2007).

Neméně významným faktorem v životě mechorostů je teplota vzduchu (*air temperature*, T_{air}). Přestože jsou mechorosty schopné přežít obrovské rozpětí teplotních podmínek (v závislosti na druhu v desikovaném stavu až $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$ a vysoko nad $40\text{ }^{\circ}\text{C}$), teplotní optimum je pro většinu druhů bez ohledu na fytogeografický původ podobné ($12\text{--}25\text{ }^{\circ}\text{C}$) (Vanderpoorten & Goffinet 2009). Teploty nad $25\text{--}26\text{ }^{\circ}\text{C}$ mohou být limitující i pro tropické druhy, protože v kombinaci s vysokou vzdušnou vlhkostí vedou k poklesu fotosyntézy a nárůstu respiračních ztrát (Frahm 1990; Toivonen et al. 2017).

Furness & Grime (1982a) sledovali odpověď na teplotu u 40 druhů mechorostů. Zjistili, že většina druhů má teplotní optimum kolem $15\text{--}25\text{ }^{\circ}\text{C}$, což odpovídá největšímu nárůstu fotosyntézy, jak jej pozorovali Dilks & Proctor (1975), Obr. 1. Téměř všechny druhy ale byly bez problému schopné růstu při teplotách kolem $5\text{ }^{\circ}\text{C}$, navíc je známo, že mechorosty dokáží fotosyntetizovat i při teplotách hluboko pod $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Lösch et al. 1983; Pihakaski & Pihakaski 1979). Teploty vyšší než $30\text{--}35\text{ }^{\circ}\text{C}$ trvající déle než týden byly při vysoké vlhkosti letální pro všechny zkoumané druhy (Furness & Grime 1982a).

Schopnost růstu mechorostů při relativně nízkých teplotách v mírném podnebném pásu koresponduje s podmínkami v období jejich největší aktivity (růst, rozmnožování) na jaře a na podzim (Jansová 2006). V té době je obvykle dostatek vody i světla, protože nejsou olistěné stromy a chladnější teploty brání rozvoji bylinného patra. Dochází tak k sezónnímu rozrůznění nik mezi mechorosty a cévnatými rostlinami, což je jednou z příčin schopnosti koexistence mechorostů s kompetičně zdatnějšími cévnatými rostlinami (Furness & Grime 1982b).

Obr. 1: Typický nelineární tvar závislosti průběhu fotosyntézy na teplotě vzduchu u mechorostů na příkladu mechu *Plagiomnium undulatum*. Upraveno podle Dilks & Proctora (1975).



Dalším z klíčových mikroklimatických faktorů je světlo. Mechorosty jsou fyziologicky adaptované na fotosyntézu ve zhoršených světelných podmínkách (nízký poměr chlorofylu a:b), což souvisí s jejich preferencí chladnějších a vlhčích stanovišť (Marschall & Proctor 2004). Některé mechorosty obývající husté lesy vykazují světelnou saturaci už při hodnotách hustoty toku fotonů fotosynteticky aktivního záření (*photosynthetically active radiation*, PAR) nižších než $30 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Gabriel & Bates 2003). Na změny v intenzitě světla reagují rychleji než cévnaté rostliny, a dokážou tak využít i krátké světelné epizody (Kubásek et al. 2014). Nároky na množství světla se liší mezi různými typy společenstev mechorostů (Tinya et al. 2009).

3.1.2 Substrát a jeho pH

Typ substrátu, jeho kvalita a dostupnost jsou vedle atmosférických podmínek základní faktory ovlivňující druhovou bohatost a složení společenstev mechorostů (Caruso & Rudolphi 2009; Hylander & Dynesius 2006; Jansová & Soldán 2006; Müller et al. 2019; Ódor & Van Hees 2004). Zatímco druhová bohatost závisí na dostupnosti rozmanitých forem substrátu (Evans et al. 2012; Rambo & Muir 1998), druhové složení mechorostů je podmíněno typem substrátu jako takovým (Rambo & Muir 1998). Mnoho druhů je substrátově specifických (Tng et al. 2009; Turner & Pharo 2005), a tak rozdílné podklady hostí charakteristická společenstva (Marková 2008). Mikroklima má vliv na substrátovou preferenci mechorostů (Tng et al. 2009) a zároveň charakter substrátu ovlivňuje mikroklima, a tím i příhodnost pro výskyt mechorostů (Baker et al. 2018; Halpern et al. 2014; Spitale 2016).

Tng et al. (2009) pozorovali, že preference substrátu mechorosty se v deštném lese liší v závislosti na vlhkosti. Na vlhčích stanovištích větší podíl druhů obsazoval zároveň terestrické i epifytické habitaty, kdežto na sušších stanovištích se limitace mikroklimatem projevila omezením výskytu druhů na užším spektru substrátů. Spitale (2016) pozoroval, že zatímco diverzita terestrických druhů mechorostů reaguje na gradient nadmořské výšky pouze slabě, epixylických a epifytických druhů s nadmořskou výškou výrazně přibývá. Konvexní povrch borky stromů a padlých kmenů špatně pufruje výkyvy mikroklimatu (Hylander et al. 2005), výskyt bohatých epifytických a epixylických společenstev je proto omezen na mezoklimaticky (počasím) příznivější oblasti ve vyšší nadmořské výšce. Půda oproti tomu poskytuje mírné mikroklima, které umožňuje výskyt mechorostů již v nižších nadmořských výškách, a proto není nárůst diverzity terestrických mechorostů s nadmořskou výškou tak výrazný (Spitale 2016).

Kromě struktury a kvality substrátu je pro mechorosty velmi důležité jeho pH (Ikenberry 1936; Montgomery 1931). V řadě studií bylo pH substrátu identifikováno jako jeden z nejdůležitějších faktorů, který zejména na větší škále nebo heterogenním podkladu předurčuje jak druhové složení společenstev mechorostů (Oldén et al. 2016; Tyler et al. 2018), tak i jejich druhovou bohatost (Hydbom et al. 2012; Löbel et al. 2006; Oldén et al. 2016). Z hlediska fyziologie mechorostů má pH substrátu vliv na klíčení spor a růst prvoklíčků (Thomas et al. 1994; Wiklund 2003), což může ovlivnit distribuci druhů mechorostů (Armentano & Caponetti 1972). Při nízkých hodnotách pH substrátu může docházet

k mobilizaci některých toxických kovů (př. Al), což může být jednou z příčin nižší druhové bohatosti na kyselých půdách (Glime 2017). Nejvíce druhů mechorostů má optimum v hodnotách pH mezi 4,7-7,2 (Tyler & Olsson 2016), přičemž vzácné druhy jsou spíše než preferencí extrémních hodnot pH charakteristické úzkým rozpětím hodnot pH, které tolerují (Pärtel et al. 2004). Na substrátech s vyšším pH napříč nejrozličnějšími evropskými ekosystémy je obecně možné zaznamenat větší druhovou bohatost mechorostů (Hydbom et al. 2012; Oldén et al. 2016; Tyler 2005; Virtanen et al. 2000).

3.2 Prostorová škála studia interakcí mechorostů s prostředím

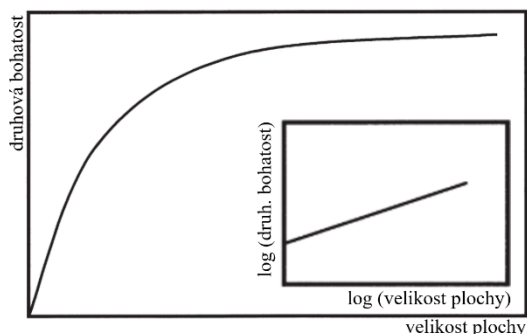
Ústředním problémem ekologie je hledání obecných vzorců postihujících komplexní jevy a nahlížení fenoménů na různých prostorových a časových škálách. To, jak organismus vnímá okolní prostředí (potažmo k vývinu jakých adaptací během jeho evoluční historie dochází), je *a priori* dáno jeho rozměry v prostoru i čase (Levin 1992).

Svět mechorostů má odlišné měřítko, než v jakém běžně uvažujeme (Vanderpoorten & Goffinet 2009), a jejich život ovlivňují faktory působící na jiných úrovních, než které běžně vnímáme (Mills & Macdonald 2005). Při studiu (nejen) mechorostů je proto důležité uvažovat na škále, která je pro ně biologicky relevantní (Potter et al. 2013).

Při sledování vztahu mezi klimatem a rozšířením organismů je správná volba prostorového měřítka zcela zásadní (Suggitt et al. 2017), zvláště pokud jde o vertikálně členité prostředí (např. les, pískovcové skalní město) (Lembrechts et al. 2018). Rozpětí teplot, které organismy reálně pociťují, se v závislosti na charakteru habitatu v rámci téže lokality o stejné nadmořské výšce může lišit až o 10 °C, a to nejvíce právě ve vrstvě těsně nad zemí obývané mechorosty (Cantlon 1953; Suggitt et al. 2011). Většina mnohobuněčných terestrických organismů zažívá klima na škále milimetrů až metrů (Suggitt et al. 2011), ale při modelování výskytu druhů (*species distribution modelling*, SDM) se běžně používají klimatická data na škále až 1 000-10 000krát větší, než je velikost studovaného organismu (Potter et al. 2013). To může vést k nepřesným a zkreslujícím závěrům (Franklin et al. 2013; Lenoir et al. 2013; Trivedi et al. 2008; Varner & Dearing 2014).

Nastavení škály záleží na velikosti sledovaného organismu a úrovni, na které chceme daný proces či vztah studovat (Bramer et al. 2018; Reed et al. 1993). Volbou měřítka do určité míry ovlivňujeme, jaké faktory budou ve vztahu ke zkoumanému organismu či procesu vystupovat jako nejdůležitější (Gillingham et al. 2012; Lang et al. 2009; Medina et al. 2014; Reed et al. 1993). Potterová et al. (2013) navrhuje, že ideální prostorové rozlišení by mělo odpovídat jedno- až desetinásobku velikosti studovaného organismu. V případě mechorostů, jejichž velikost je řádově 0,001 až 1 m (Mägdefrau 1982), se tedy ideální prostorové rozlišení *gridu* (mřížky) teoreticky (bez ohledu na technická omezení) pohybuje okolo 0,001-10 m.

Klasickým příkladem fenoménu závislého na velikosti prostorové škály je vztah mezi velikostí studované plochy a počtem zde nalezených druhů, označovaný termínem *species-area relationship* (SAR). SAR popisuje tendenci k nárůstu počtu druhů s velikostí studované plochy (Adler et al. 2005). Nejsnazším kauzálním vysvětlením tohoto jevu (zdaleka však ne jediným) je nárůst heterogenity habitatů s velikostí studované plochy, a tím pádem umožnění existence většího počtu druhů s rozmanitými ekologickými nároky (Báldi 2008). Obecný charakter tohoto vztahu ukazuje Obr. 2.

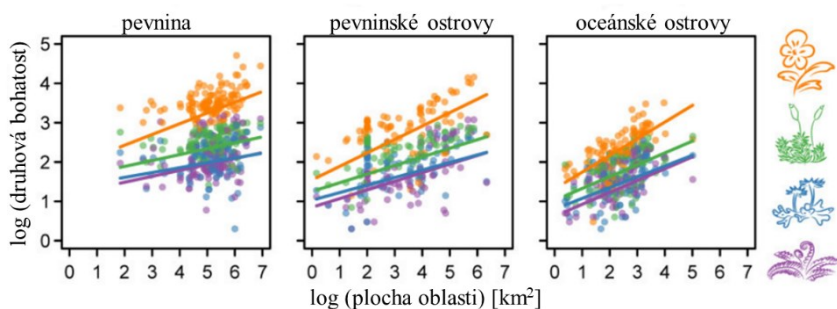


Obr. 2: Obecný charakter vztahu SAR v netransformované podobě (velký graf) a po linearizaci log-transformací (malý graf). Upraveno podle Lomolína (2001).

Konkrétní charakter závislosti ale ve skutečnosti ovlivňuje velké množství faktorů (př. ekologické interakce, stochastická variabilita heterogenity habitatů), jejichž efekty na SAR jsou velmi komplexní a komplikované (Lomolino 2001). Korelace druhové bohatosti s velikostí studované plochy není symetrickou funkcí škály (Palmer & White 1994). Větší roli než velikost plochy jako taková zřejmě hraje právě heterogenita prostředí (Báldi 2008; Kallimanis et al. 2008).

Charakter SAR se liší také v závislosti na studované skupině organismů (Patiño et al. 2014). Mechorosty mají obecně nižší druhovou diverzitu než semenné rostliny (Spermatophyta) a nárůst počtu druhů s velikostí studované plochy u nich není tak strmý jako u semenných rostlin (Obr. 3). Tento trend je společný výtrusným rostlinám (Sporophyta), kam patří i mechorosty, a mikroorganismům, které disponují značným potenciálem k disperzi vzdušnými proudy na velké vzdálenosti. Všudypřítomnost spor rostlin linie Sporophyta je příčinou menšího obratu v druhovém složení a větší homogenity společenstev, což se na křivce SAR projeví jejím oploštěním (Drakare et al. 2006; Lowry & Lester 2006). Při studiu diverzity organismů na menších škálách souvisí problematika SAR ještě s dalším fenoménem, který se označuje termínem *small-island effect* (SIE). Ten hovoří o snížené schopnosti predikce druhové bohatosti na malých plochách, kde v distribuci druhů hraje velkou roli náhoda (Burns et al. 2009).

Obr. 3: Křivka SAR u semenných rostlin (oranžová), kaprad'orostů (fialová), mechů (zelená) a jatrovek (modrá). Pokles celkové druhové bohatosti ve směru od pevniny po oceánské ostrovy je primárně dán mírou geografické odlehlosti. Nárůst sklonu křivek ve stejném směru je v souladu s nižším obratem lokálních extinkcí u pevninské bioty a vyšší adaptivní radiací a druhovým obratem u ostrovní bioty – detailnější vysvětlení je mimo rozsah této práce, viz mnoho autorů v Patiňovi et al. (2014). Upraveno podle Patiňa et al. (2014).



3.3 Mechorosty a mikroklima

3.3.1 Sezónní variabilita mikroklimatu

V mírném podnebném pásu je nutné brát v potaz sezónní změny mikroklimatu. Aby bylo možné získat komplexní představu o podmínkách, kterým jsou mechorosty v průběhu roku vystaveny, je třeba měřit mikroklima souvisle po celý rok. Teplotní, vlhkostní a světelné podmínky se během roku mění a představují pro mechorosty v různých ročních obdobích odlišné výzvy, což se v závislosti na typu habitatu druhově specificky odráží na aktivitě mechorostů (Pitkin 1975).

Dynamika růstu mechorostů je silně ovlivněná sezónou, nejvýraznější přírůstky biomasy je možné zaznamenat v období přibližně od října do dubna (Jansová 2006). Během léta, charakteristického vysokými teplotami a zhoršenou dostupností vody, růst mechorostů stagnuje (Hanslin 1999; Jansová 2006; Pitkin 1975). Sezónní variabilita mikroklimatických podmínek se na fyziologické úrovni projevuje u mechorostů i rozdílnou hladinou pigmentů během roku. V zimě mechorosty syntetizují celkově méně chlorofylu a mají nižší poměr chlorofylu a:b, naopak v létě vzrůstá obsah karotenoidů (Melick & Seppelt 1994). Sezonalita má vliv i na toleranci desikace. Během jara a léta mechorosty vykazují vyšší toleranci vůči desikaci než během podzimu a zimy (Dilks & Proctor 1976).

3.3.2 Mikroklima v lesních ekosystémech

Lesní biotopy mají členitou vertikální strukturu (Coyle 2017; Lembrechts et al. 2018), což v kombinaci s charakterem místní topografie (Holst et al. 2005) a vegetace (Von Arx et al. 2012) vede ke vzniku specifických, v prostoru a čase velmi heterogenních mikroklimatických podmínek, které se výrazně liší od atmosférických podmínek v okolí (Chen et al. 1999; Zellweger et al. 2019a, 2020). To má zásadní význam pro mnoho lesních organismů, včetně mechorostů – významné složky pozemní vegetace, která se značnou měrou podílí na produkci lesních ekosystémů (Kolari et al. 2006; Nilsson & Wardle 2005). V lesích může být průměrná hodnota maximálních denních teplot vzduchu v létě až o 2,1 °C nižší a průměr denních minim teplot vzduchu v zimě o 0,4 °C vyšší než mimo ně (Zellweger et al. 2019a). Průměr hodnot minimálních denních teplot vzduchu na jaře je v lese oproti bezlesí vyšší (až o 0,9 °C), což může být způsobeno větší absorpcí sluneční energie tmavými kmeny stromů, která urychlí tání sněhu a prodlouží vegetační sezónu (Wild et al. 2014; Zellweger et al. 2019a).

Vegetační zápoj zmírňuje výkyvy atmosférických podmínek, což ukazují výsledky práce Von Arxe et al. (2012) z různých lesních biotopů ve Švýcarsku. Maximální denní teplota vzduchu v podrostu byla až o 5,1 °C nižší a minimální relativní vzdušná vlhkost až o 12,4 % vyšší v podrostu než v okolí, přičemž pufrací efekt lesní vegetace se projevoval nejvíce ve vegetační sezóně, zejména v létě. Během léta, kdy jsou výkyvy teploty a vlhkosti největší, je hlavním faktorem ovlivňujícím lesní mikroklima vegetace (Chen et al. 1999). Naopak na podzim a v zimě vzrůstá význam topografie (Greiser et al. 2018). Ke shodným závěrům došli i další autoři, např. Chen et al. (1993) a Thom et al. (2020).

Obdobné trendy lze pozorovat také v závislosti na typu lesního stanoviště a obhospodařování. Kanadská studie se zabývala rozdíly mikroklimatu uvnitř lesa, na okraji lesa a na lesních světlinách. Průměrná sezónní teplota vzduchu se mezi jednotlivými typy stanovišť lišila pouze o 0,7 °C, zásadní rozdíl byl ale v rozpětí teplot vzduchu. Zatímco na světlinách bylo rozpětí denních teplot vzduchu až 17,1 °C, uvnitř lesa bylo rozpětí o 10,1 °C menší (Carlson & Groot 1997).

3.3.3 Vliv mikroklimatu na výskyt, diverzitu a složení společenstev mechorostů

Přestože ekologických prací zabývajících se reakcí mechorostů na mikroklima je výrazně méně než prací fyziologických, v posledních letech se tato situace zejména v souvislosti s probíhající klimatickou změnou postupně mění (Henriques et al. 2016; Spitale et al. 2020). I když existují publikace shrnující ekologické nároky jednotlivých druhů mechorostů (Dierßen 2001), detailní znalost přímé reakce mechorostů na měřené mikroklima stále chybí.

V porovnání s cévnatými rostlinami i lišejníky jsou mechorosty náročnější na vlhkostní podmínky, preferují vlhčí stanoviště (Haughian & Burton 2015) a jsou citlivější na výkyvy mikroklimatu (Kraichak 2014; Ódor et al. 2014; Sonnleitner et al. 2009). Na rozdíl od lišejníků lépe snášejí nízké hladiny osvětlení (Király et al. 2013; Ódor et al. 2014). Vzhledem k úzké vazbě mechorostů na mikroklimatické faktory související s dostupností vody navrhuji někteří autoři studií z tropů využívat pokryvnost mechorostů jako zástupnou proměnnou lokálně vhodnou pro odhad vlhkostních podmínek stanoviště (Karger et al. 2012). Pozitivní korelaci pokryvnosti mechorostů s vysokou relativní vzdušnou vlhkostí a nízkými hodnotami sytostního doplnku vzduchu (*vapor pressure deficit*, VPD) potvrzuje řada studií (Batke et al. 2015; Gehrig-Downie et al. 2011; Sonnleitner et al. 2009). VPD určuje, jaké množství vodní páry chybí k nasycení vzduchu při dané teplotě (udává se v hPa nebo kPa) (Jones 2014; Tolasz et al. 2007). V nižších nadmořských výškách, kde jsou častější vysoké teploty, pokryvnost mechorostů negativně koreluje s teplotou (Batke et al. 2015; Karger et al. 2012).

Citlivost mechorostů vůči mikroklimatu se liší mezi jatrovkami a mechy, v závislosti na životní a růstové formě a životní strategii (Darell & Cronberg 2011). Jatrovky obecně reagují na změny mikroklimatických podmínek citlivěji než mechy, vyžadují vlhčí, chladnější a stabilnější mikroklima (Baldwin & Bradfield 2007; Cole et al. 2008; Evans et al. 2012). Pokles druhové bohatosti jatrovek byl pozorován např. jako důsledek změny mikroklimatu po těžbě dřeva (Halpern et al. 2014). O větší citlivosti jatrovek svědčí i skutečnost, že v porovnání s lesy mírného podnebného pásu je zastoupení jatrovek větší v tropických deštných lesích, kde panují celoročně příznivé vlhkostní podmínky (Frahm & Gradstein 1991; Mandl et al. 2009; Pócs 1982).

Vlhkostní a světelné poměry napříč různými typy habitatů dobře odráží životní a růstová forma mechorostů (Oishi 2009). Životní forma je specifická podoba sdružení kauloidů (př. trsy, polštáře, převislé formy), růstová forma popisuje charakter jednotlivých kauloidů (poléhavé vs. vzpřímené) (Mägdefrau 1982). Studie z Kostariky a Bolívie shodně sledovaly na sušších a teplejších místech vyšší výskyt kompaktnějších a přitisklých typů životních forem mechorostů, a naopak absenci větvených

a převalných forem, což autoři interpretují jako adaptaci na větší míru evaporačního stresu (Acebey et al. 2003; Holz et al. 2002; Sporn et al. 2010).

Všechny výše zmíněné aspekty souvisí s otázkou, jaký je vliv mikroklimatu na druhovou bohatost a druhové složení společenstev mechorostů, což je ústředním tématem této diplomové práce. Sporn et al. (2009) zjistili, že v důsledku intenzifikace hospodaření v podhorských deštných lesích v Indonésii a s tím související změnou mikroklimatických podmínek (vyšší maxima T_{air} , nižší minima RH) došlo k výrazné změně společenstev epifytických mechorostů, ale nepozorovali rozdíl v druhové bohatosti mezi přirozenými a hospodářskými lesy. Podobný tým autorů na stejné lokalitě prokázal, že mikroklima má jasný vertikální gradient, který podmiňuje diverzitu i distribuci epifytických mechorostů (Sporn et al. 2010). Práce z podhorského deštného lesa v Bolívii upozorňuje na pokles druhové bohatosti kortikolních mechorostů na otevřenějších a sušších stanovištích (Acebey et al. 2003). Pozitivní korelaci mezi chladnějším a vlhčím mikroklimatem a nárůstem druhové bohatosti mechorostů potvrzuje také studie z Kjóta (Oishi 2018). K závěru, že epifylní mechorosty reagují velmi citlivě na kolísání mikroklimatických podmínek, došla práce Sonnleitnerové et al. (2009) z Kostariky, ve které byla pozorována souvislost mezi poklesem druhové bohatosti mechorostů a velkými výkyvy RH. Kraichak (2014) ve Francouzské Polynésii naopak sledoval, že beta diverzita epifylních mechorostů vzrůstá s nárůstem denního rozpětí hodnot VPD.

Z mírného podnebného pásu je studií tohoto charakteru minimum. Fentonová a Fregová (2005) se v Kanadě zabývaly otázkou ohrožení terestrických mechorostů těžbou dřeva. Porovnávaly mikroklimatické podmínky mezi odlesněnými stanovišti a čtyřmi různými typy zalesněných stanovišť. Výsledky studie jasně prokázaly výrazný rozdíl mezi mikroklimatem zalesněných a nezalesněných ploch, kdy i řídký korunový zápoj měl podstatný vliv na zmírnění mikroklimatických extrémů. Způsob lesního hospodaření a s ním související mikroklimatické změny měly vliv na složení společenstev mechorostů (jatrovky a lesní druhy mechorostů měly vyšší frekvenci výskytu na zalesněných plochách), i když velká část variability v druhovém složení zůstala nevysvětlená, což autorky přičítají historii stanoviště (jaké druhy mechorostů se na něm vyskytovaly před lesnickým zásahem). Odlesnění vede k poklesu druhové bohatosti mechorostů (Fenton & Frego 2005).

Z pohledu této diplomové práce je velmi hodnotná studie Táborské et al. (2020), která sleduje přímý vliv *in situ* měřeného mikroklimatu na epixylická společenstva mechorostů (NPR Salajka), a to i na úrovni jednotlivých druhů. Výsledky ukazují, že nejdůležitějším mikroklimatickým faktorem pro epixylická společenstva je vodní potenciál vzduchu (Ψ_{air}) na jaře a v létě a otevřenost stanoviště po olistění stromů. Vodní potenciál vzduchu vyjadřuje tendenci vody přemísťovat se z prostředí s vyšším obsahem vody do prostředí s nižším obsahem vody, hodnoty Ψ_{air} jsou relativní, čím nižší jsou hodnoty Ψ_{air} , tím sušší je vzduch (Jones 2014). Distribuce druhů se liší v závislosti na gradientu Ψ_{air} . V místech s vysokým Ψ_{air} se vyskytuje více druhů citlivých na vlhkost, zejména drobných jatrovek (př. *Riccardia latifrons*, *Cephalozia bicuspidata*, *Lepidozia reptans*). Ve středu gradientu jsou oportunistické druhy (př. *Dicranodontium denudatum*, *Tetraxis pellucida*) a druhy, které neodpovídají na mikroklimatický

gradient (př. *Dicranum scoparium*). V místech s nízkým Ψ_{air} se vyskytují druhy preferující sušší podmínky (př. *Dicranum montanum*). Celkově druhová bohatost i pokryvnost mechorostů pozitivně koreluje s nárůstem vlhkosti vzduchu. Studie detailně studuje i tvary závislostí mezi jednotlivými druhy a konkrétními mikroklimatickými faktory (Táborská et al. 2020).

3.4 Zdroje mikroklimatických dat

3.4.1 Měření mikroklimatu a využití technik dálkového průzkumu

Nejpřímějším a nejexaktnějším zdrojem mikroklimatických dat je *in situ* měření mikroklimatu (Bramer et al. 2018). Velkou výhodou této metody je, že umožňuje měřit mikroklimatické podmínky přímo v místě, kde jsou pro studované organismy nejvíce biologicky relevantní (Wild et al. 2019). Má detailní časové a prostorové rozlišení a dokáže dobře zachytit výskyt mikroklimatických extrémů a jejich frekvenci (Lembrechts 2018), což je často důležitějším hybatelem distribuce organismů než dlouhodobé průměry (Haughian & Burton 2018; León-Vargas et al. 2006; Macek et al. 2019). *In situ* mikroklimatické měření dále umožňuje (při použití vhodné přístrojové techniky) získat detailní informace o půdní a vzdušné vlhkosti na studované lokalitě, což jsou pro řadu organismů včetně mechorostů jedny z nejdůležitějších abiotických faktorů (Hettenbergerová et al. 2013; Kraichak 2014; Piedallu et al. 2013; Raabe et al. 2010). Nevýhodou *in situ* měření mikroklimatu pro určité typy studií je jeho omezený geografický a časový rozsah (Lembrechts et al. 2018), i když v současnosti existují datalogery (čidla) s výdrží baterie více než 10 let (Wild et al. 2019).

Informace o mikroklimatických podmínkách lze získat také *ex situ*, pomocí technik dálkového průzkumu Země (DPZ) (Zellweger et al. 2019b). Současný obrovský rozvoj technologií DPZ vede k výraznému zlepšování prostorového, časového i spektrálního rozlišení satelitních dat, které tak mohou sloužit některým aplikacím souvisejícím s mikroklimatem (Bramer et al. 2018). Letecké snímkování umožňuje tvorbu digitálních elevačních modelů (*digital elevation models*, DEM), které jsou důležitým zdrojem informací o vlastnostech povrchu Země a struktuře vegetace a cenným nástrojem při modelování mikroklimatu (Leempoel et al. 2015). Pomocí dálkového průzkumu lze např. měřit teplotu povrchu (Deblauwe et al. 2016). Mnohem častěji se ale DPZ využívá jako zdroj dat, ze kterých je možné odvodit zástupné mikroklimatické proměnné, např. pomocí informací o struktuře vegetace získaných metodou LiDAR (Frey et al. 2016).

Vzhledem k obsahu této diplomové práce se zde detailněji zaměřím na problematiku odvozování mikroklimatu na podkladu topografie. Topografie má významné místo v hierarchii činitelů utvářejících místně specifické mikroklima – makroklima je na regionální úrovni regulováno mezoklimatem, které poté na malé škále interaguje s topografií a vegetací za vzniku charakteristického mikroklimatu (Jennings et al. 1999; Opedal et al. 2015), které přímo působí na distribuci a diverzitu mechorostů (Dahlberg et al. 2014; Darell & Cronberg 2011; Spitale 2016). Proto autoři některých ekologických studií s předpokladem těsného vztahu mezi mikroklimatem a topografií používají zástupné topografické

faktory odvozené z digitálního modelu terénu (*digital terrain model*, DTM) pro odhad (mikro)klimatických podmínek (Leempoel et al. 2015; Moeslund et al. 2013; Shoutis et al. 2010). S rozvojem geoinformačních systémů je k dispozici pestrá paleta algoritmů pro výpočet řady ekologicky relevantních (mikro)topografických proměnných z DTM, volba výpočetního algoritmu však musí být informovaná a uvážena (Kopecký & Čížková 2010; Kopecký et al. 2020; Lecours et al. 2016). Díky dostupnosti DTM s vysokým rozlišením (běžně 1 m), které dokážou detailně zachytit heterogenitu terénu i na malé prostorové škále (Franklin et al. 2013; Lassueur et al. 2006), se tento přístup aplikuje i u mechorostů (Bartels et al. 2019; Cerrejón et al. 2020). Otázkou je, do jaké míry je odhad mikroklimatických podmínek na základě topografie ve vztahu k mechorostům ve skutečnosti výstižný.

Nejdůležitější topografické faktory z hlediska utváření mikroklimatu jsou sklon, expozice terénu a nadmořská výška. Dotace slunečního záření se vedle zeměpisné šířky a roční a denní doby liší právě v závislosti na expozici terénu, což má zásadní vliv na ohřev terénu, režim vzdušného proudění, vlhkostní podmínky a dostupnost PAR pro vegetaci (Geiger et al. 2009). To se promítá i v ekologicky kritických mikroklimatických faktorech jako je např. míra evaporačního stresu nebo půdní vlhkost (Bennie et al. 2008). Sклон a orientace terénu ovlivňují také distribuci srážek. V kombinaci s akumulací chladného vzduchu v terénních sníženinách to může mít vliv např. na dobu trvání sněhové pokrývky a délku vegetační sezóny (Kudo & Ito 1992). Význam topografie pro mikroklima je značný zejména v údolích, ve vrcholových otevřenějších partiích převládá vliv regionálního proudění vzduchu (Geiger et al. 2009).

3.4.2 Modelování mikroklimatu

Data z *in situ* měření mikroklimatu je možné pomocí statistických (Ashcroft & Gollan 2012) či geostatistických (Vanwalleghe & Meentemeyer 2009) metod interpolovat, a získat tak rastr mikroklimatických dat o prostorovém rozsahu daném rozmístěním dataloggerů (Lembrechts et al. 2018). V současné době je věnováno značné úsilí na vytvoření jednotné databáze sdružující georeferencovaná mikroklimatická data z celého světa, což by v budoucnu umožnilo pokrýt údaje o mikroklimatu rozsáhlá území a zpřístupnit mikroklimatická data širokému okruhu výzkumníků (Lembrechts et al. 2020). Pro zpřesnění interpolačního procesu se využívají další typy dat, zejména data topografická (Ashcroft & Gollan 2013; Ashcroft et al. 2008, 2012; Lookingbill & Urban 2003; Slavich et al. 2014).

Další často využívanou metodou je odvození mikroklimatu (*downscaling*) z měření standardních meteorologických stanic (Raabe et al. 2010; Spitale 2016; Zellweger et al. 2015) nebo z dat z globálních klimatických datasetů (př. CHELSA (Karger et al. 2017)) s pomocí údajů o topografii odvozených z DTM (Dobrowski et al. 2009; Meineri & Hylander 2017) nebo s využitím satelitních dat (Metz et al. 2014). Vzhledem k původu klimatických dat je ovšem nevýhodou tohoto přístupu poměrně hrubé prostorové rozlišení (Fridley 2009; Potter et al. 2013).

Alternativou ke statistickým metodám interpolace a *downscalingu* (mikro)klimatických dat jsou mechanistické přístupy, které vychází z fyzikálních zákonitostí řídících klimatické jevy. Jsou sice většinou stále závislé na vstupních datech ze standardních meteorologických procesů odvození mikroklimatických dat však není založen pouze na statistických algoritmech, ale vychází z empirické znalosti systému (Kearney & Porter 2009; Kearney et al. 2014b,a; Maclean 2019).

Všechny zmíněné přístupy se za účelem extrapolace dat, optimalizace mikroklimatických modelů a minimalizace nákladů a technické náročnosti kombinují. Jde o velmi dynamicky se vyvíjející problematiku, které je v současnosti věnována čím dál větší pozornost. Pro predikce mikroklimatu pro rozsáhlejší území vypadá velmi slibně např. kombinace mechanistického přístupu (Maclean 2019) s využitím validačních dat z *in situ* měření (Lembrechts & Lenoir 2020), přičemž se dá očekávat, že jejich množství a dostupnost budou do budoucna globálně narůstat (Lembrechts et al. 2020). Potřebujeme-li však získat mikroklimatická data na malé škále s velmi detailním rozlišením (< 10 m) včetně informace o vlhkostních podmínkách, je *in situ* měření nejlepší možnou volbou, kterou zatím žádná jiná metoda dostatečně dobře nenahradí (Lembrechts et al. 2019; Pradervand et al. 2014; Xu et al. 2004). Detailnější informace o přístupech používaných při získávání mikroklimatických dat a aplikacích výstupů modelování mikroklimatu poskytují v ucelené formě publikace od Lembrechtse et al. (2018) a Bramerové et al. (2018), ze kterých jsem v předcházejícím textu vycházela.

3.4.3 Mikroklimatická měření v ekologii mechorostů

Při studiu vlivu mikroklimatu na rozšíření, druhovou bohatost a složení společenstev mechorostů je velmi důležitá volba prostorové škály, která by vzhledem k drobnému vzrůstu mechorostů neměla přesáhnout velikost *gridu* 10 m (Potter et al. 2013). Zároveň z definice mikroklimatu vyplývá, že jde o dlouhodobé podmínky, a proto je třeba mít k dispozici data z dlouhotrvajícího (ideálně v řádu let) souvislého mikroklimatického měření, a to zejména v mírném podnebném pásu v souvislosti s výraznou sezónní variabilitou mikroklimatu (Rotach & Calanca 2002). Studií zabývajících se vlivem mikroklimatu na distribuci mechorostů není mnoho. Některé studie mikroklima pouze odhadují, nejčastěji na základě strukturně-stanovištních proměnných (Botting & Fredeen 2006; Friedel et al. 2006). Studií zabývajících se diverzitou a druhovým složením společenstev mechorostů, které pracují s *in situ* měřeným mikroklimatem, je minimum, jak ukazuje přehled v Tab. 1. Velká část těchto prací je zaměřená na tropické epifytické mechorosty. Téměř úplně chybí výzkumy z mírného podnebného pásu, které by byly srovnatelné s podmínkami ve střední Evropě. Žádná ze studií z mírného podnebného pásu neměřila mikroklima souvisle po celý rok, s jedinou výjimkou dosud nepublikované práce mého školitele (Man et al. in prep.). Tato diplomová práce je jednou z prvních v Evropě vedle např. studie Táborské et al. (2020), která ve vztahu k druhové bohatosti a složení společenstev mechorostů přináší *in situ* měřená mikroklimatická data s velmi detailním prostorovým a časovým rozlišením, včetně údajů o vzdušné vlhkosti.

Mezi proměnné charakterizující mikroklimatické podmínky na daném stanovišti používané v bryologických ekologických studiích nejčastěji patří teplota vzduchu (Batke et al. 2015; Fenton & Frego 2005; Gehrig-Downie et al. 2011; Kraichak 2014) a půdy, T_{soil} (Man et al. in prep., Wild et al. 2019), relativní vzdušná vlhkost (Aragón et al. 2015; Haughian & Frego 2017; Ódor et al. 2014; Sonnleitner et al. 2009) a půdní vlhkost (Stewart & Mallik 2006). Dále jsou to např. intenzita PAR nebo množství atmosférických srážek (Stewart & Mallik 2006). Z naměřených hodnot relativní vzdušné vlhkosti a teploty vzduchu se často odvozují ekologicky relevantnější proměnné, vodní potenciál vzduchu (Haughian & Burton 2018; Tábořská et al. 2020) nebo sytostní doplněk vzduchu (Frego & Carleton 1995).

3.4.4 Mikroklimatický výzkum na území Národního parku České Švýcarsko

Území Národního parku České Švýcarsko (NP České Švýcarsko, NPČŠ) je díky své mimořádné členitosti a strmým výškovým gradientům na malém prostoru unikátní laboratoří pro studium mikroklimatu. V roce 2009 zde proto byl zahájen detailní mikroklimatický průzkum šesti roklí. Více než 300 terénních mikroklimatických dataloggerů TMS1 nainstalovaných tak, aby postihly změny mikroklimatu podél výškového gradientu, měřilo souvisle více než rok s intervalem záznamu 30 min teplotu 10 cm pod povrchem půdy, na povrchu půdy, 10 cm nad povrchem půdy a půdní vlhkost 15 cm pod zemí. Výstupy výzkumu potvrdily, že tyto hluboké rokly na sezónní škále zmírňují výkyvy klimatu. Zatímco v létě jsou dna roklí chladnější než svahy a vrcholové partie, v zimě naopak vykazují vyšší průměrnou minimální teplotu než zbylé části rokly. Půdní vlhkost je signifikantně vyšší na dnech roklí. Rozdíly mezi jednotlivými roklemi jsou minimální, hlubší rokly mají mírnou tendenci k nižším průměrným teplotám na dně. Ve srovnání se standardními meteorologickými daty naměřenými v centru studované lokality byly zaznamenány odchylky až $\pm 10\text{ }^{\circ}\text{C}$ v denních průměrech nadzemních teplot (Wild et al. 2013).

Měření mikroklimatu v NPČŠ probíhá kontinuálně i v současnosti. Aktuálně s nasazením TMS4 a TMS-TS mikroklimatických dataloggerů, nárazově s využitím systému HOBO Onset pro měření vzdušné vlhkosti. Oblast NPČŠ představuje neobyčejně zajímavé území nejen z hlediska mikroklimatického, ale také kvůli extrémně bohaté bryoflóře (viz kapitola 4.1.2). Spolu s možností navázat na mikroklimatické (Wild et al. 2013) a bryologické výzkumy (Wild et al. 2009, Man et al. in prep.) z této oblasti to bylo hlavním důvodem, proč jsem si pro terénní část této diplomové práce vybrala právě NP České Švýcarsko.

Tab. 1: Přehled studií, které sledují vztah mezi *in situ* měřeným mikroklimatem, druhovou bohatostí a druhovým složením společenstev mechorostů.

| Publikace | Lokalita | Biotop | Měřené proměnné | Velikost ploch | Délka měření, interval záznamu | Typ přístroje | Umístění přístroje | Studovaná problematika |
|---------------------------|----------------------------|--|--|---------------------|---------------------------------------|--|---|--|
| Aragón et al. (2015) | Španělsko | mediteránní listnatý les (převaha <i>Fagus sylvatica</i>) | T _{air} , RH | 5 × 5 m | 25 měsíců, 1 h | HOBO Pro v2 Onset | neuvádí | okrajový efekt u epifytických společenstev mechorostů a lišejníků |
| Baker et al. (2018) | Tasmánie | subtropický deštný les | T _{air} , RH | 10 × 10 m | neuvádí | neuvádí | neuvádí | obnova společenstev mechorostů po těžbě dřeva |
| Fenton & Frego (2005) | Kanada | temperátní smíšený les | T _{air} , RH, PAR, srážky | neuvádí | 10 měsíců (týdenní rotace), neuvádí | sonda 207, HMP45C, L190SB Campbell Scientific | 10-15 cm nad zemí | ochrana společenstev mechorostů v hospodářských lesích |
| Gignac & Dale (2005) | Kanada | boreální smíšený les (převaha <i>Populus tremuloides</i>) | T _{air} , RH, iradiace | kruh o poloměru 5 m | jednorázově | termistor, psychrometr, fotometr VWR Traceable | T _{air} ve třech výškách (na povrchu země, 1 a 2 m nad zemí), RH a iradiace 1 m nad zemí | vliv fragmentace lesa na společenstva mechorostů a lišejníků |
| Király et al. (2013) | Maďarsko | temperátní smíšený les (převaha <i>F. sylvatica</i>) | T _{air} , RH | 30 × 30 m | 24 h, 5 min | DL-120 TH Voltcraft | 1,3 m nad zemí | faktory ovlivňující druhovou bohatost epifytických mechorostů a lišejníků |
| Kraichak (2014) | Francouzská Polynésie | tropický deštný les | T _{air} , RH | 3 × 3 m | 5 dní (období sucha), 5 min | EL-USB2 Lascar Electronics | neuvádí | vliv mikroklimatu na beta diverzitu společenstev epifylních mechorostů |
| Man et al. in prep. | Česká republika | temperátní jehličnatý les (převaha <i>Picea abies</i>) | T _{air} , T _{soil} , půdní vlhkost | 1 × 1 m | 24 měsíců, 30 min | TMS | T _{air} 15 cm nad zemí, T _{soil} 8 cm pod zemí, půdní vlhkost 15 cm pod zemí | vliv mikroklimatu na druhovou bohatost a složení společenstev mechorostů |
| Mandl et al. (2009) | Ekvádor | tropický horský deštný les (převaha <i>Purdiaea nutans</i>) | T _{air} , RH | 20 × 20 m | 12 měsíců, neuvádí | HOBO Pro RH/Temp Onset | 1 m nad zemí | studium diverzity a druhového složení společenstev terestrických mechorostů |
| Niittynen et al. (2019) | Finsko, Grónsko, Špicberky | arktická tundra | T _{soil} , jednorázově půdní vlhkost | 1 × 1 m | 1 rok, 2-4 h | Thermo-Chron iButton | 10 cm pod zemí | studium distribuce cévnatých rostlin, lišejníků a mechorostů |
| Oishi (2018) | Japonsko | japonská zahrada | T _{air} , RH | kruh o poloměru 1 m | 40 dní, 15 min | Hygrochron iButton DS1923 | neuvádí | vliv mikroklimatu na diverzitu mechorostů v japonských zahradách |
| Ódor et al. (2014) | Maďarsko | temperátní smíšený les (převaha <i>F. sylvatica</i>) | T _{air} , RH | 30 × 30 m | 24 h, 5 min | DL-120 TH Voltcraft | 1,3 m nad zemí | studium druhového složení epifytických společenstev mechorostů a lišejníků |
| Sonnleitner et al. (2009) | Kostarika | tropický deštný les | T _{air} , RH | neuvádí | 40 dní (období sucha), 5 min | neuvádí | 1,5 m nad zemí | vliv mikroklimatu na distribuci epifylních mechorostů |
| Sporn et al. (2009) | Indonésie | tropický deštný les, kakaové plantáže | T _{air} , RH | neuvádí | 2 měsíce, 15 min | HOBO RH/Temp Synotech | 2 m nad zemí | rozdíly v druhové bohatosti a složení společenstev mechorostů mezi plantážemi a přirozeným lesem |
| Sporn et al. (2010) | Indonésie | tropický deštný les, kakaové plantáže | T _{air} , RH | neuvádí | 1 týden, neuvádí | HOBO RH/Temp Synotech | 2 m nad zemí a u báze koruny | vliv vertikální stratifikace mikroklimatu napříč vegetačními patry na společenstva epifytických mechorostů |
| Táborská et al. (2020) | Česká republika | temperátní jedlobukový prales | T _{air} , RH | padlý kmen | 3 × 8 dní (jaro, léto, podzim), 5 min | MCC USB-502 | 8 cm nad povrchem kmene | vliv mikroklimatu na epifytická společenstva mechorostů |

4. METODIKA

4.1 Charakteristika studovaného území

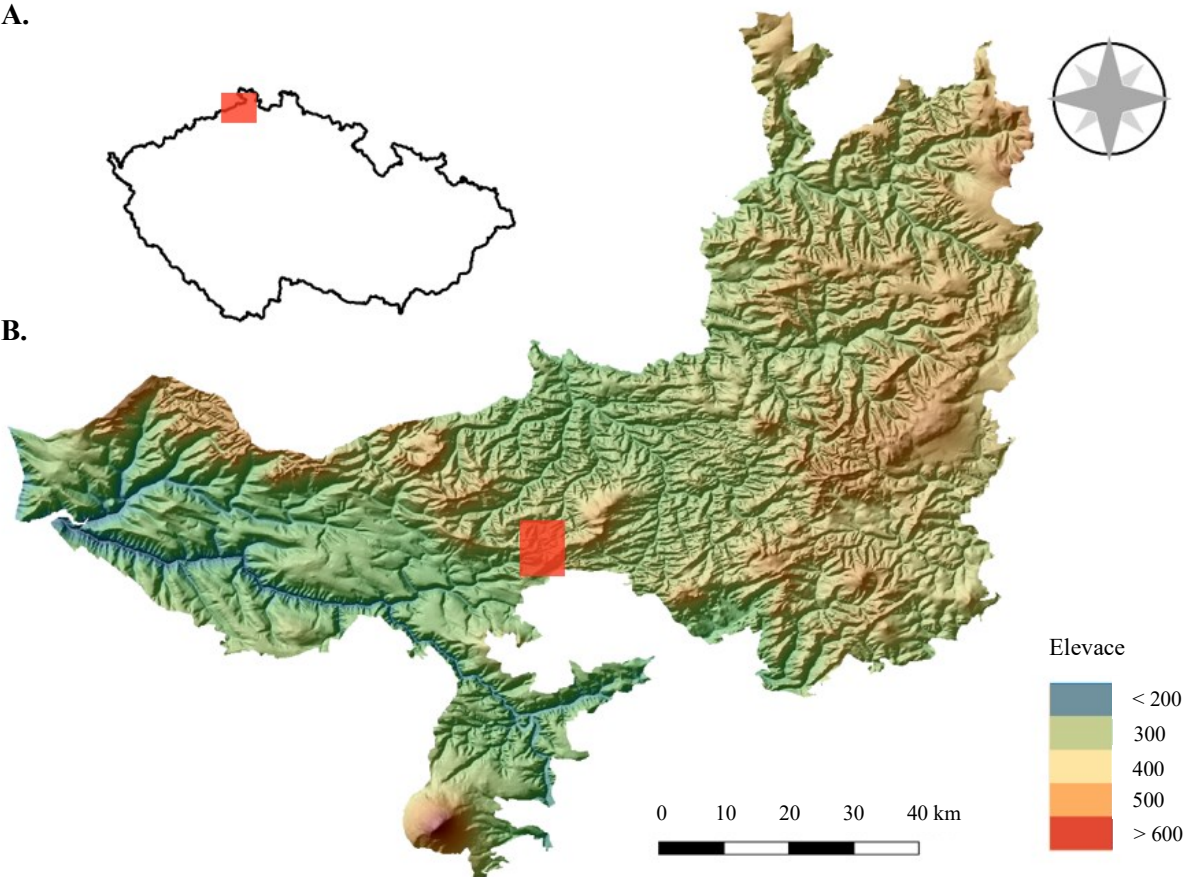
4.1.1 Národní park České Švýcarsko

NP České Švýcarsko leží v severozápadních Čechách na pravém břehu řeky Labe u hranic se spolkovou zemí Sasko (Obr. 4). V Německu na něj navazuje Národní park Saské Švýcarsko. Oba parky a přilehlé chráněné krajinné oblasti Labské pískovce a Saské Švýcarsko jsou součástí Labských pískovců, přibližně 700 km² velkého území budovaného druhohorními kvádrovými pískovci, které protíná hluboký kaňon Labe. Nejcennější oblastí Labských pískovců jsou oba národní parky, které tvoří v evropském kontextu unikátní pseudokrasový celek charakteristický výraznou výškovou členitostí, minimem osídlení a vysokou lesnatostí (*Příroda a krajina Českosaského Švýcarska* | *Oficiální webové stránky NP České Švýcarsko a CHKO Labské pískovce*).

A.



B.



Obr. 4: Území NP České Švýcarsko. **A.** Poloha NPČŠ v rámci České republiky. **B.** Stínovaný digitální model terénu s klasifikací nadmořské výšky celého území parku (rozlišení 10 m) znázorňuje členitou topografii NPČŠ, červeně je vyznačena oblast studované rokle. V jihozápadní části území je dobře patrné údolí říčky Kamenice a prominentní vrchol Růžovského vrchu. Vytvořeno v softwaru QGIS 3.8.3 (QGIS Development Team 2019).

NP České Švýcarsko byl vyhlášen v r. 2000. Jde tak o nejmladší a s rozlohou přibližně 79 km² druhý nejmenší ze čtveřice národních parků České republiky. Hlavním předmětem ochrany jsou reprezentativní ukázky pískovcového fenoménu české křídové pánve (Härtel & Drozd 2007).

Charakter NPČŠ určuje neživá příroda. Erozi pískovcových bloků došlo ke vzniku rozmanitých skalních útvarů, které tvoří typickou scenérii zdejší krajiny (Obr. 5). Tu dotváří občasné výchozy třetihorních vyvěřelin – dominantou je čedičový masiv Růžovského vrchu (619 m n. m.), nejvyšší vrchol národního parku (Ložek 2008; Vařilová 2007).

Klimatické poměry v NPČŠ jsou výsledkem spolupůsobení makroklimatu a topografie. Průměrná nadmořská výška území parku je cca 340 m n. m. Průměrná roční teplota se pohybuje okolo 6-8 °C, roční úhrny srážek činí průměrně 800 mm. Vyrovnaný podíl srážek spadlých v průběhu roku svědčí o oceánickém charakteru oblasti. Rozhodující roli má ale v této členité krajině mezo- až mikroklima. Významným prvkem poměrů panujících v zaříznutých údolích těchto skalních měst je klimatická inverze, která se projevuje tzv. zvratem vegetačních stupňů (Härtel & Marková 2005; Härtel 2007a; Tolasz et al. 2007).

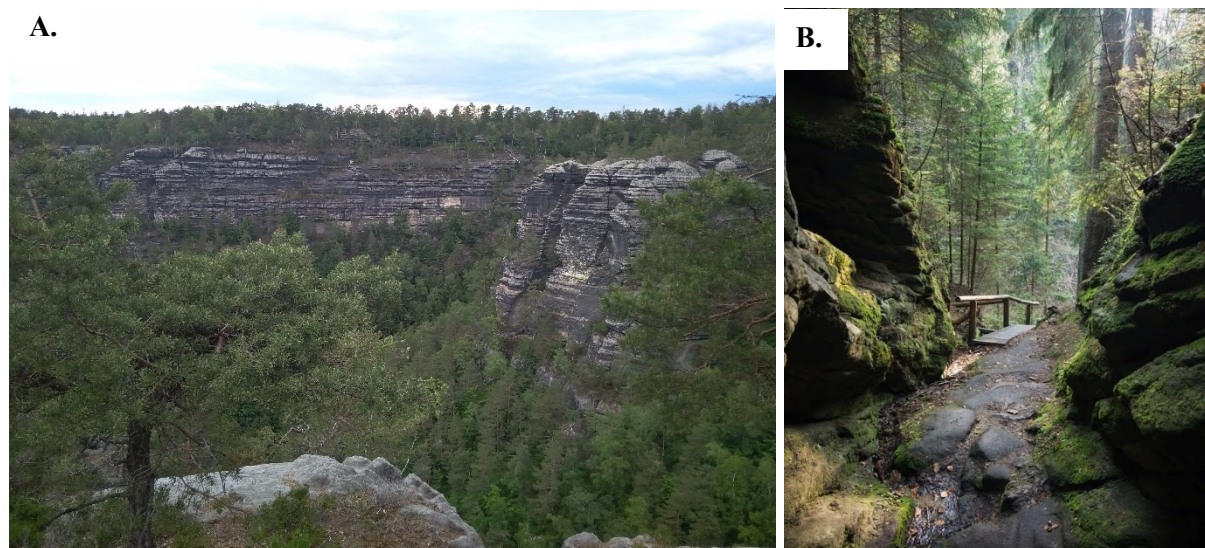
Diverzita a druhové složení vegetace v NPČŠ jsou v těsném vztahu s geologickými a geomorfologickými charakteristikami. Naprostou většinu území národního parku tvoří křemenné pískovce původem z turonu (stáří 86-92 mil. let). Nejvýznamnější etapu geologického vývoje území představovala svrchní křída, kdy byla v důsledku globálního vzestupu hladiny oceánu zaplavená celá oblast české křídové pánve, dnešní Labské pískovce tak byly mořským dnem. Během trvání křídového moře se zde uložila kilometr mocná vrstva mořských sedimentů tvořených převážně pískovci. Postupným rozrušováním sedimentů po ústupu moře a v důsledku dramatických proměn krajiny, ke kterým docházelo během následujících geologických etap (pokračující alpínské vrásnění, třetihorní vulkanická aktivita, střídání glaciálů a interglaciálů), nabyla tvář NPČŠ dnešní podoby. Pískovcové podloží je značně propustné, a proto je NPČŠ relativně chudý na vodní toky (Patzelt 2007).

Na zvětralinách pískovců se vyvíjí lehké, silně kyselé oligotrofní půdy pokrývající 95 % povrchu NPČŠ, které mají tendenci k podzolizaci i v nízkých polohách. Pouze minimum rozlohy parku pokrývají úživnější půdy, které se formují na čedičových horninách nebo na kvartérních sprašových hlínách (Smejkal 2007).

Unikátní kombinace abiotických faktorů zmiňovaných výše (členitý reliéf, viz Obr. 4, strmé environmentální gradienty, klimatická inverze, specifické mikroklima) tvoří komplex jevů dohromady označovaný jako tzv. pískovcový fenomén, který je z části společný všem krajinám budovaným kvádrovými pískovci české svrchní křídou – z velkoplošných chráněných oblastí jsou to dále CHKO Kokořínsko, CHKO Český ráj a CHKO Broumovsko (Ložek 2008). Pískovcové oblasti tak představují v rámci krajiny ekologické ostrovy, které umožňují izolovaný výskyt specifických druhů a společenstev (Härtel et al. 2013).

Vegetace NPČŠ se vyznačuje reliktními prvky, přítomností montánních druhů v neobvykle nízkých nadmořských výškách a výskytem druhů (sub)atlantského (př. *Chrysosplenium oppositifolium*, *Blechnum spicant*), (sub)boreálního (př. *Ledum palustre*, *Trientalis europea*) a arktického elementu (*Viola biflora*). Charakteristická je nízká alfa diverzita (pouze u cévnatých rostlin) způsobená nepříznivými edafickými podmínkami kontrastující s velmi vysokou beta diverzitou (Härtel 2007b).

Převládající vegetací v NPČŠ je les, který pokrývá 97 % rozlohy parku. Dominantním typem přirozené vegetace jsou acidofilní bučiny svazu *Luzulo-Fagion sylvaticae*, které ale byly z velké části převedeny na smrkové hospodářské lesy a dnes se potýkají s plošnou disturbancí způsobenou suchem a kůrovcem. Na plošinách se dodnes zachovaly reliktní acidofilní bory svazu *Dicrano-Pinion sylvestris* vázané na extrémní podmínky na vrcholcích skal, v současnosti ohrožené šířením borovice vejmutovky (*Pinus strobus*). Další typy přirozené vegetace se vyskytují pouze fragmentárně (Härtel 2007c).



Obr. 5: Krajina NP České Švýcarsko. A. Dlouhodske stěny (foto A. Růžicková). B. Údolí říčky Křinice (foto R. Šemotl).

4.1.2 Bryoflóra Národního parku České Švýcarsko

Na území národního parku bylo do r. 2007 zaznamenáno okolo 300 druhů mechorostů, což představuje třetinu bryoflóry České republiky (Kučera et al. 2012; Marková 2007). Na Červeném seznamu mechorostů ČR z roku 2005 (Kučera & Váňa 2005) je zařazeno 71 z nich (Härtel & Marková 2005), což představuje zhruba čtvrtinu z celkového počtu druhů nalezených v NPČŠ. Soustavný bryologický průzkum zde započal až se vznikem národního parku, ale pozornost bryologů tato oblast přitahovala již od 2. poloviny 19. století (Marková 2008). V rámci setkání Bryologicko-lichenologické sekce České botanické společnosti konaného zde v r. 2003 byly učiněny některé významné objevy, včetně nálezů játrovky *Hygrobiella laxifolia* jako nového druhu pro ČR či znovunalezení játrovky *Harpanthus scutatus* považované za nezvěstnou (Kučera et al. 2003; Marková 2007). V letech 2008-2009 byl proveden bryofloristický výzkum osmi dosud neprobádaných inverzních roklí, v rámci kterého byly objeveny dva nové druhy mechů pro oblast Labských pískovců, silně ohrožené mechy *Pseudobryum cinclidioides* a *Plagiothecium ruthei* (Wild et al. 2009).

Dominantní součást bryoflóry Českého Švýcarska představuje úzká skupina druhů, které se vyskytují s vysokou frekvencí na celém území národního parku. Rozsáhlé porosty na stěnách pískovcových skal tvoří mech *Tetraphis pellucida*, který je často doprovázen druhy *Dicranodontium denudatum* a *Leucobryum juniperoideum* či na stinnějších skalách játrovkami *Mylia taylorii*, *Cephalozia bicuspidata* nebo *Diplophyllum albicans*. Mezi nejběžnější terestrické druhy patří nápadná játrovka

Bazzania trilobata (diagnostický druh vlhkých rohozcových smrčin (*Pladias: Databáze české flóry a vegetace*)), mechy *Dicranum scoparium*, *Campylopus flexuosus*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum formosum*, *Mnium hornum*, *Plagiomnium affine* a *P. undulatum*, *Pohlia nutans*, *Pseudotaxiphyllum elegans*, různé druhy rodu *Plagiothecium* či játrovka *Chiloscyphus cuspidatus*. Nejběžnějšími zástupci rodu *Sphagnum*, které lze potkat ve zdejších lesích jsou *S. capillifolium*, *S. girgensohnii* a *S. quinquefarium*. Na kůře stromů lze běžně pozorovat játrovku *Chiloscyphus profundus* či mechy *Brachythecium rutabulum* a *B. velutinum*, *Dicranum montanum* nebo *Herzogiella seligeri*. Na tlejícím dřevě je častá játrovka *Odontoschisma denudatum* a *Lepidozia reptans*. Podél toků a na vlhkých bázích skal lze potkat frondózní játrovky *Pellia epiphylla* a *Conocephalum conicum* (Marková 2008, 2013).

Častý je i výskyt dvou invazních druhů mechů, *Campylopus introflexus* (rozvolněné okraje smrkových lesů, skály) a *Orthodontium lineare* (široké spektrum substrátů od skal přes tlející dřevo až po báze kmenů smrků) (Marková 2008), se kterým jsem se běžně setkávala při bryologickém snímkování.

Výjimečnou druhovou bohatost bryoflóry Českého Švýcarska podmiňuje extrémní diverzita stanovišť a na ně vázaného specifického mikroklimatu. V porovnání s ostatními oblastmi české křídové pánve má NPČŠ největší zastoupení druhů subatlantských, subatlantsko-montánních a temperátně-montánních. Vysoký je i podíl druhů subarktiko-subalpinských až alpinských. Emblematických příkladem subarktiko-subalpinského druhu vázaného na inverzní rokle je již zmiňovaná ohrožená játrovka *Hygrobrella laxifolia*, která se obvykle vyskytuje v nadmořských výškách nad 1500 m n. m., ale v NPČŠ ji lze nalézt v nadmořských výškách nižších než 300 m n. m. Dalšími příklady takových druhů jsou silně ohrožená játrovka *Anastrophyllum michauxii* či mech *Tetradontium repandum* (druh blízký ohrožení), z běžnějších druhů je to mech *Polytrichastrum alpinum* nebo *Pohlia drummondii* (Kučera et al. 2012; Marková 2007, 2008, 2013).

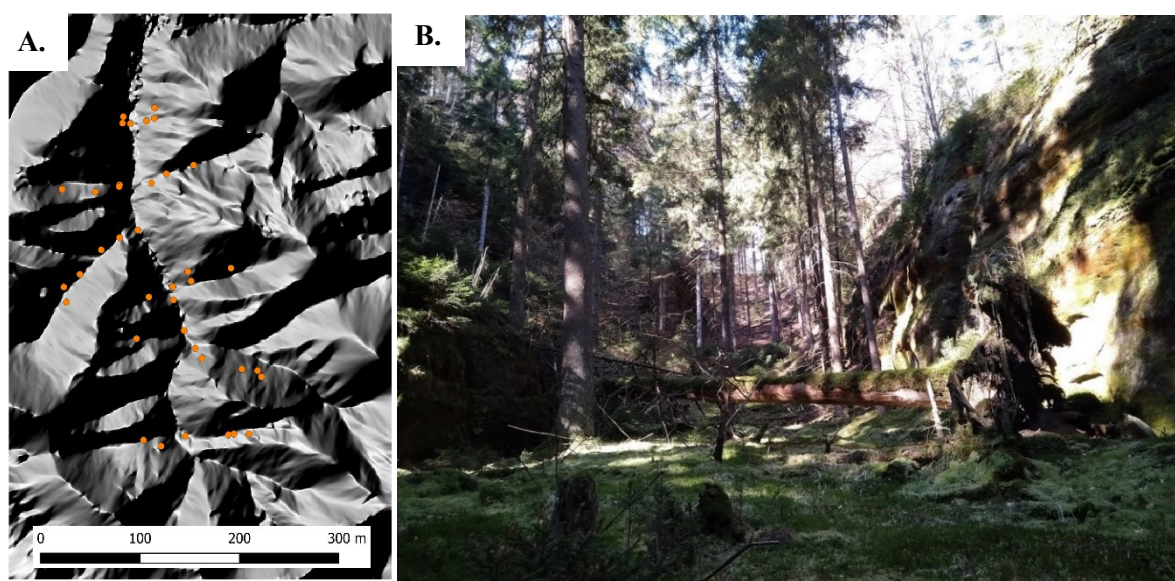
Další skupinou druhů vázaných svým výskytem na inverzní rokle jsou druhy (sub)boreálně montánní. Sem patří např. silně ohrožená játrovka *Lophozia obtusa*, nebo ohrožené játrovky *Geocalyx graveolens*, a *Syzygiella autumnalis*, či druhy mechů vyžadující zvláštní pozornost *Brachythecium starkei* a *Rhytidiadelphus subpinnatus*. Nejvýznamnějším představitelem boreálního elementu je ohrožený mech *Dicranum majus* (Kučera et al. 2012; Marková 2008).

Inverzní rokle jsou také příhodné pro druhy (sub)atlantské a (sub)atlantsko-montánní. K nejvzácnějším mechorostům této skupiny patří silně ohrožené druhy *Harpanthus scutatus* a *Rhynchostegiella teneriffae* či druh blízký ohrožení *Tetradontium brownianum*. Zajímavostí je mech *Schistostega pennata*, známý svým světélkujícím prvoklíčkem. Z běžných druhů atlantského elementu jsou to např. nepřehlédnutelný mech *Plagiothecium undulatum* či vzrůstem mohutný mech *Rhytidiadelphus loreus* (Marková 2008, 2013).

Pozitivním jevem je návrat epifytických druhů mechorostů citlivých na znečištění ovzduší, jimiž jsou zejména někteří zástupci rodů *Orthotrichum* a *Ulot*. Významný byl objev pro bryofloru ČR nového druhu, *Orthotrichum pulchellum* (Plášek & Marková 2007).

4.2 Výběr lokality a založení výzkumných ploch

Lokalita pro tuto diplomovou práci byla vybrána na základě zkušeností školitele z jeho předchozího mikroklimatického výzkumu uskutečněného na více lokalitách v NPČŠ. Jde o rokli s potenciálem výskytu vzácných druhů mechorostů, kde do té doby nebyl proveden podrobný bryologický průzkum. Díky extrémně členitému reliéfu zde lze očekávat velkou variabilitu mikroklimatu na malém prostoru. Rokle (50.8740008, 14.3519372) se nachází cca 2 km severně od Vysoké Lípy, poblíž Tondovy díry a Malé Pravčické brány, ústí do Mlýnské rokle (Obr. P1 v Příloze). Dle původního německého místopisu se nazývá Bruchtig Grund (sdělení Ing. Dany Vébrové a Mgr. Natalie Belisové ze Správy NPČŠ). Průměrná nadmořská výška lokality je 338 m n. m, orientace severní. Charakterem jde o hlubokou pískovcovou rokli s podmáčenými smrčínami na dně (Chytrý et al. 2010; *MapoMat*).



Obr. 6: Studovaná rokle. **A.** Rozmístění mikroklimatických dataloggerů (oranžové body) v rámci rokle. Vytvořeno v softwaru QGIS 3.8.3 (QGIS Development Team 2019). **B.** Charakter studované rokle (foto A. Růžičková).

Instalace mikroklimatických dataloggerů (kapitola 4.3.1), které zároveň sloužily k fixaci výzkumných ploch, proběhla dne 31. 10. 2018. Ve spolupráci se školitelem jsem v rokli rozmístila celkem 38 mikroklimatických dataloggerů v šesti příčných transektech, založených s přibližně stejnými rozestupy (Obr. 6). Aby bylo možné reprezentativně postihnout mikroklimatické podmínky vybrané rokle s omezeným počtem dataloggerů, byla provedena klastrová analýza topografických faktorů odvozených z DTM do osmi kategorií reprezentujících co nejpodobnější topografické podmínky. Pro nalezení těchto osmi klastrů byly využity tyto topografické faktory: nadmořská výška, sklon, topografický vlhkostní index (*topographic wetness index*, TWI), topografický poziční index (*topographic position index*, TPI), ohřev terénu během dne (*diurnal anisotropic heating*, DAH), výška nad říční sítí (*vertical distance to channel network*, VDCN) a celkový příkon slunečního záření (*total insolation*), které jsem dříve odvodila z DTM (kapitola 4.3.3). *K-Means Clustering* byl proveden metodou *Hill-Climbing* (Rubin 1967) se standardizací vstupních parametrů v softwaru SAGA GIS 2.3.2 (Conrad et al. 2015). Dataloggerů byly s ohledem na umístění v cílovém topografickém klastru

rovnoměrně rozmístěny tak, aby v každém transektu zachytily gradient podmínek ode dna rokle po otevřenější vrcholové partie (Suggitt et al. 2011). Poloha v cílovém klastru byla v terénu určena orientačně pomocí turistické GPS a upřesněna z tištěné mapy topografických klastrů přeložených přes stínovaný DTM, což umožnilo relativně přesnou lokalizaci pozice podle okolního reliéfu.

4.3 Sběr a příprava dat

4.3.1 Mikroklimatická data

In situ měření mikroklimatických podmínek (T_{air} a RH) probíhalo souvisle po dobu 17 měsíců od 31. 10. 2018 do 27. 3. 2020 pomocí mikroklimatických dataloggerů HOBO U23 Pro v2 Onset (technické parametry v Tab. 2). Dataloggery byly ukotveny ve vertikální poloze na železné tyčce ve výšce cca 10 cm nad povrchem země (Obr. 7) tak, aby zachytily podmínky relevantní pro mechorosty (Baldwin & Bradfield 2005; Fenton & Frego 2005; Potter et al. 2013). Sensory byly chráněny před přímým slunečním zářením plastovou krytkou (Haughian & Burton 2018; Tarara & Hoheisel 2007). Interval záznamu měření byl 30 min. Veškeré dataloggery byly opatřeny identifikačním číslem.

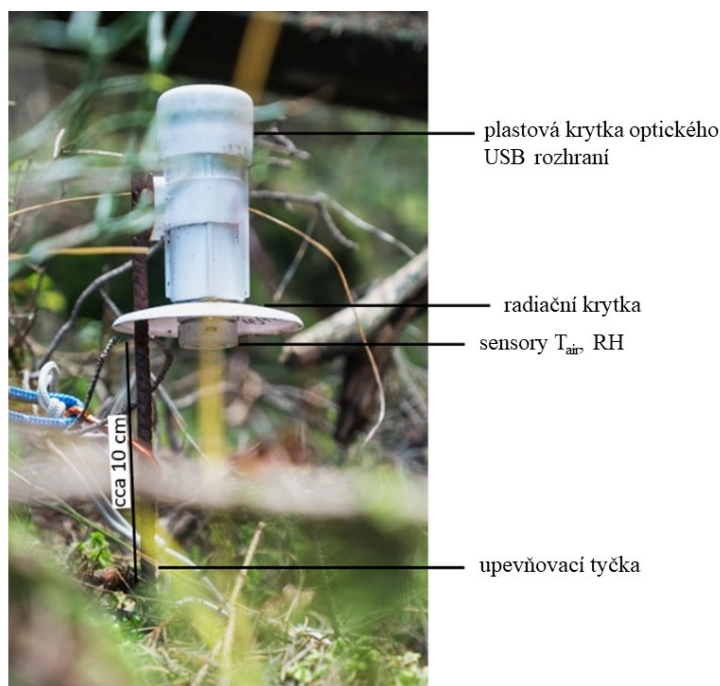
Tab. 2: Důležité technické parametry mikroklimatických dataloggerů HOBO U23 Pro v2 Onset (*Onset HOBO and InTemp Data Loggers*).

| Parametr | HOBO U23 Pro v2 Onset |
|-----------------|---|
| výdrž baterie | 3 roky |
| kapacita paměti | 42 000 záznamů |
| rozsah | T_{air} : -40° až 70 °C; RH: 0 % až 100 % |
| přesnost | T_{air} : $\pm 0,21$ °C od 0° do 50 °C; RH: $\pm 2,5$ % od 10 % do 90 % (pod 10 % a nad 90 % ± 5 %) |
| rozlišení | T_{air} : 0,02 °C při 25 °C, RH: 0,05 % |
| rozměry | 10,2 × 3,8 cm |

V dubnu a říjnu 2019 jsem provedla kontrolu všech dataloggerů – kontrola upevnění dataloggeru, mechanického nepoškození dataloggeru, kapacity baterie a paměti, vizuální kontrola naměřených hodnot dle náhledového grafu v softwaru HOBOWare (*HOBOWare Graphing & Analysis Software | Onset Data Loggers*) a odečet dat.

Každý z 38 mikroklimatických dataloggerů v terénu zaznamenal více než 24 500 měření T_{air} a RH. Neupravená data exportovaná z dataloggerů jsem důkladně zkontrolovala, abych vyloučila výpadky měření, duplicity či jiné artefakty. Na základě kontroly dat a výsledků kalibrace dataloggerů po ukončení terénního měření v prostředí o známých podmínkách jsem musela vyřadit šest dataloggerů s velkou chybovostí měření (více než 10 %).

Pro další práci tedy zůstala použitelná data pouze z 32 dataloggerů. Při důkladné vizuální kontrole průběhu křivek naměřených hodnot T_{air} a RH se ukázalo, že dataloggery neměřily spolehlivě při teplotách pod bodem mrazu. Proto jsem veškeré záznamy RH naměřené při T_{air} nižší než 0,3 °C (s rezervou nad trojným bodem vody) nahradila NA hodnotami (20,36 % vlhkostních dat).



Obr. 7: Datalogger HOBOT23 Pro v2 Onset nainstalovaný v terénu (foto R. Šemotl).

Z takto ošetřených dat jsem odvodila VPD, který je v ekologii považován za nejvíce biologicky relevantní ukazatel evaporačního potenciálu atmosféry (Anderson 1936; Bramer et al. 2018; Frego & Carleton 1995; Thom et al. 2020). VPD [kPa] jsem vypočetla dle vztahu (Abtew & Melesse 2013; Howell & Dusek 1995):

$$VPD = e_s \cdot \frac{1-RH}{100},$$

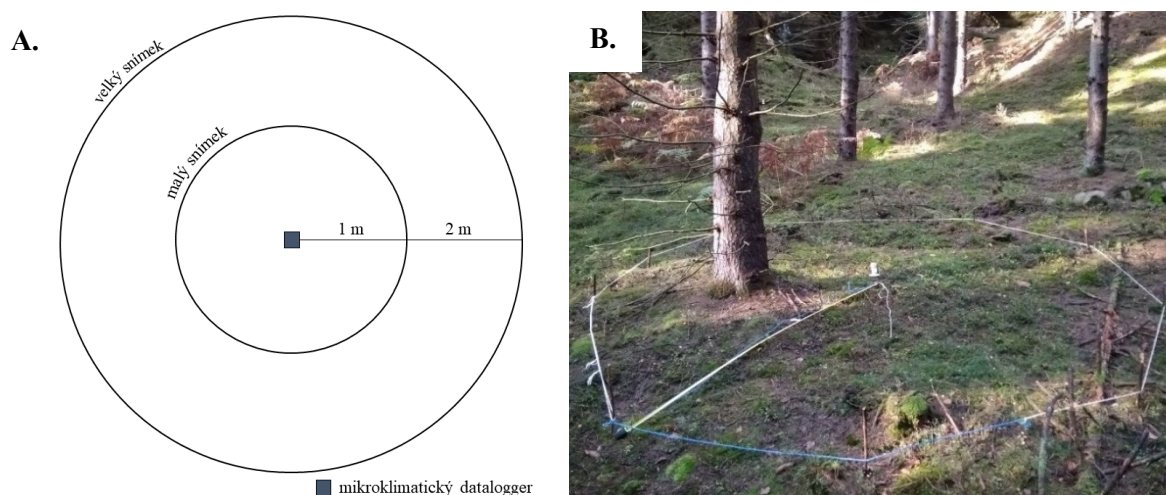
$$e_s = 0.611 \cdot \exp\left(\frac{17,27 \cdot T}{T+237,3}\right),$$

kde e_s [kPa] je tlak nasycených par, T [°C] je teplota vzduchu a RH [%] je relativní vzdušná vlhkost.

Poté jsem vypočetla celkové a denní mikroklimatické proměnné T_{air} , RH a VPD pro jednotlivé výzkumné plochy. Při výpočtu maxim a minim jsem dle Ashcrofta & Gollana (2012) a Macka et al. (2019) odstranila 5 % největších extrémů, které nevypovídají o dlouhodobém charakteru mikroklimatu. Při stanovení prahu 5 °C u proměnné *airT.GDD* jsem vycházela z Dahlberga et al. (2020), v případě prahové hodnoty 25 °C u proměnné *high.temp* poté z práce Furnesse & Grima 1982a. U proměnných *low.moisture* a *drought.stress* jsem podobně jako Fentonová & Fregová (2005) určila práh dle vlastních dat a místně specifických poměrů. Přehled a vysvětlivky ke všem 38 odvozeným mikroklimatickým proměnným uvádím v Tab. P1.

4.3.2 Druhov data

Detailn bryologick snmkovn jsem provedla na vsch 38 vyzkumnch plochch kolem datalogger v období 15. 10.-17. 11. 2019 a 7.-16. 4. 2020. Každ z datalogger představuje spolen sted dvou rzn velkch kruhovch snmk – menho o ploe 3,14 m², vtho o ploe 12,56 m² (mal snmek je podmnoinou velkho snmku), jak ukazuje Obr. 8. K malm a velkm snmkm jsem bhem snmkovn pstupovala samostatn.



Obr. 8: Vyzkumn plochy. **A.** Design vyzkumnch ploch kolem každho z 38 datalogger (celkem 76 snmk). **B.** Vyznaen snmku v praxi bhem snmkovn mechorost, ve stedu plochy patrn datalogger (foto A. Rikov).

Zaznamenvala jsem veker druhy mechorost vyskytujcch se na danm snmk a jejich pokryvnost (patro E0). Uvaovala jsem veker typy substrtu vetn skal do vky 2 m. Vzorby druh, kter nebylo mon urit v ternu (nap. rozlien druh *Dicranum majus* a *D. scoparium*, Obr. 9) jsem uschovala pro mikroskopickou determinaci. Uchvala jsem je v paprovch scch popsanch datem sbru, identifikanmslem snmku (shodn s identifikanmslem dataloggeru) a kdem sbru, abych mohla pozdji pradit vzorky k zznamm ze snmkovn.

Dle jsem pro poteby stanoven vegetanho zpoje odhadovala pokryvnost stromovho (E3), keovho (E2) a bylinnho (E1) patra. Do odhadu pokryvnosti stromovho patra jsem zahrnovala i koruny strom, kter zasahovaly nad plochu snmku, ale jejich kmen byl mimo snmek. Za keov patro jsem povaovala dreviny od 0,5 m do cca 5 m. Peliv jsem zaznamenala tak údaje o pokryvnostech rznch typ substrtu na snmk a o pokryvnostech jednotlivch druh mechorost na danch substrtech.

Souhrn vsch zaznamenvanch udj jsem zpracovala v Tab. 3. Pokryvnosti jsem odhadovala v absolutnch procentech. U každho snmku jsem pomoc buzoly se sklonomrem zmila sklon a expozici snmku ve stupnch.

Tab. 3: Souhrn metodiky bryologického snímkování. Přehled zaznamenávaných údajů a podrobné informace o jejich původu.

| Charakter snímku | |
|-----------------------------------|---|
| expozice | expozice snímku [°], max. 360° |
| sklon | sklon terénu [°] |
| poznámky | obecné informace o charakteru snímku, podrobnější popis polohy, reliéfu apod. |
| Vegetační patra | |
| celková pokrývnost vegetace | celková pokrývnost vegetace (E0-E3) ve snímku, v procentech [%], max. 100 % |
| pokrývnost patra E0 | pokrývnost mechového patra [%] vč. pokrývnosti E0 na jednotlivých typech substrátu, př. E0 = 60 % (30 % na lesní půdě, 20 % na skále a 10 % na mrtvém dřevě) |
| pokrývnost patra E1 | pokrývnost bylinného patra [%], orientačně poznamenány dominantní druhy |
| pokrývnost patra E2 | pokrývnost keřového patra [%], orientačně poznamenány dominantní druhy |
| pokrývnost patra E3 | pokrývnost stromového patra [%], orientačně poznamenány dominantní druhy |
| Substrát | |
| pokrývnost různých typů substrátu | pokrývnost jednotlivých typů substrátu [%], součet pokrývností dohromady vždy 100 %, osm kategorií typu substrátu (lesní půda, skála, mrtvé dřevo, borka živých stromů, obnažená půda, jehličnatý opad, listnatý opad, písek) |
| Patro E0 | |
| druhová skladba patra E0 | seznam druhů mechorostů nalezených ve snímku, jejich pokrývnost [%] vč. pokrývnosti daného druhu na jednotlivých typech substrátu, suma pokrývností všech druhů odpovídá celkové pokrývnosti patra E0 |

Určování položek z terénu jsem prováděla na mikroskopech Olympus CHK-G a Olympus CX21 podle určovacích klíčů Athertona et al. (2010), Hedenäse & Bisangové (2004), Langeové (1982), *Mechorosty České republiky*, Patona (1999), Pilouse & Dudy (1960), Smitha (2004) a série fotografických atlasů od Lütha (2019). Použitá taxonomie následuje Kučeru et al. (2012). Kde to bylo možné, mechorosty jsem určila do druhu. U druhu *Bazzania trilobata* jsem pro účely statistických analýz nerozlišovala varietu *B. trilobata* var. *depauperata*, ale nezanedbatelná část nálezů zejména na tlejícím dřevě byla právě tato. Výsledky bryologického snímkování jsem převedla do databáze v programu Turboveg 2.101 (Hennekens & Schaminée 2001).



Obr. 9: Determinace druhů *Dicranum majus* a *D. scoparium* (foto A. Růžičková). **A.** Mech *D. majus*. **B.** Příčný řez listem *D. majus*, patrné dvě řady vřetých buněk. **C.** Plodné *D. scoparium*. **D.** Příčný řez listem *D. scoparium*, patrné typické lamely a pouze jedna řada vřetých buněk.

4.3.3 Topografická data

Pro správné odvození topografických poměrů z DTM je nutné znát přesnou polohu výzkumných ploch. Přesnost zaměření běžnou outdoorovou GPS je, zvláště v podmínkách studované rokle, nedostatečná.

Polohu ploch bylo nutné zaměřit s využitím přesnější metody, diferenciální GPS (Morgan-Owen & Johnston 1995).

Geografické souřadnice středů výzkumných ploch (tj. pozic dataloggerů) jsem ve spolupráci se školitelem zaměřila diferenciální GPS Trimble GeoXH Geoexplorer 6000 s externí anténou Zephyr Model 2 (Obr. 10). Měření bylo provedeno ve dnech 27. 3. 2020 a 22. 4. 2020, před olistěním stromů.



Kvůli slabému GPS signálu na dně rokle zapříčiněného zhoršenou viditelností oblohy kvůli husté vegetaci, extrémní členitosti terénu a odrazu signálu bylo třeba pozici dataloggerů zaměřovat na dálku z vyvýšeného místa pomocí laserového dálkoměru TruPulse 360. Dálkoměr byl přes Bluetooth propojen s diferenciální GPS, která na základě změřené vzdálenosti dokáže dopočítat souřadnice reálné polohy dataloggeru. Dále jsem používala stativ na externí anténu a malý klipsový stativ na přichycení laserového dálkoměru ke stativu externí antény.

Obr. 10: Diferenciální GPS Trimble GeoXH Geoexplorer 6000, externí anténa Zephyr Model 2 a laserový dálkoměr TruPulse 360 (foto A. Růžicková).

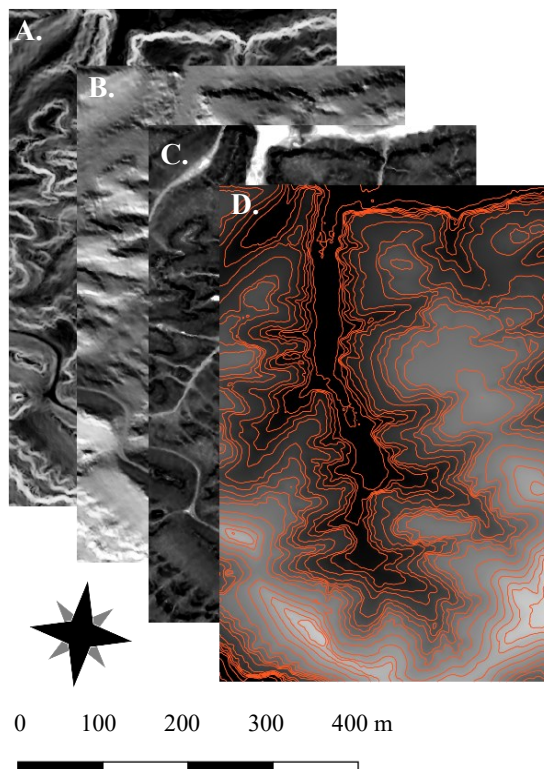
Postup byl následující:

1. Kalibrovat laserový dálkoměr TruPulse 360 dle návodu výrobce (jednorázově před zahájením měření).
2. Vyhledat vyvýšené místo s dobrým výhledem na zaměřovaný bod, oblohu a jižní obzor.
3. Vyčkat na signál z dostatečného množství družic a dobrou přesnost GPS (signál min. z 10 družic, přesnost měření alespoň 40 cm).
4. Změřit vzdálenost dataloggeru laserovým dálkoměrem. Zaměřit polohu dataloggeru (automaticky, alespoň 100krát). GPS propojí zaměřenou polohu s posledním měřením vzdálenosti dálkoměrem. Pro zvýšení přesnosti opakovat třikrát.
5. Zaměřit polohu základny (tj. místa, kde se nacházíme, bez použití laserového dálkoměru).

Odborníci z Oddělení GIS a DPZ Botanického ústavu Akademie věd ČR následně provedli korekci souřadnic naměřených v terénu diferenciální GPS podle nejbližších referenčních stanic národní sítě CZEPOS. Výstupem je vektorová vrstva se sérií tří bodů z dálkového zaměřování laserem pro polohu každého z dataloggerů (TruPulse body, TP body). Z trojic TP bodů jsem v programu QGIS 3.8.3 (QGIS Development Team 2019) vyřadila odchýlená měření, jejichž vzdálenost od nejbližšího bodu z trojice byla větší než 3 m (vyřazení čtyř bodů ze čtyř trojic). Trojice bodů jsem nahradila polygony metodou *Convex Hull* (modul *Vector Geometry*, algoritmus *Minimum bounding geometry*). Souřadnice středů polygonů jsem vypočítala pomocí algoritmu *Centroids* (modul *Vector – Geometry Tools*). Pro čtyři dvojice bodů jsem vypočetla průměrné souřadnice pomocí algoritmu *Mean Coordinate(s)* (modul

Vector – Analysis Tools). Finální vektorovou vrstvu pozic dataloggerů jsem vyexportovala v souřadnicovém referenčním systému S-JTSK/Krovak East North.

Topografické faktory jsem odvodila z DTM s rozlišením 1 m, který vytvořila v letech 2004-2006 Technická univerzita v Drážďanech v rámci přeshraničního projektu INTERREG IIIA GeNeSiS.



Zahrnuje oblast národních parků České a Saské Švýcarsko a přilehlých chráněných krajinných oblastí (Trommler & Csaplovics 2005, 2008).

Vstupní rastr nadmořské výšky postihuje cca 7 km² velkou oblast kolem studované rokle, abych vyloučila okrajové artefakty. Pro odvození radiačních parametrů jsem kvůli omezené výpočetní kapacitě počítače rozsah rastru zmenšila (skutečná plocha cca 1,2 km²). Pro následnou extrakci hodnot topografických faktorů v bodech pozic dataloggerů v programu R 3.6.1 (R Core Team 2019) je nutný jednotný rozsah všech použitých rastrů, již finální vypočtené vrstvy jsem proto ořízla na rozsah menšího z rastrů.

Obr. 11: Ukázka topografických faktorů odvozených z DTM. A. Sklon. B. Ohřev terénu během dne. C. Topografický vlhkostní index. D. Nadmořská výška. Vytvořeno v softwaru QGIS 3.8.3 (QGIS Development Team 2019).

Topografické faktory jsem spočítala v programu SAGA GIS 2.3.2 (Conrad et al. 2015). Pomocí nástrojů z nabídky *Terrain Analysis* jsem jich odvodila celkem 12 (přehled a detailní popis v Tab. P2, ukázka Obr. 11). Sklon terénu jsem odvodila ve stupních dle Zevenbergena & Thorna (1987). Topografický poziční index jsem vypočetla s defaultním nastavením bez vážení vzdáleností pro rádius o velikosti 30 m. Jako zástupný parametr expozice svahu, která není jako cirkulární proměnná vhodná pro použití v matematických modelech (Lecours et al. 2017), jsem odvodila ohřev terénu během dne s hodnotou $\alpha_{\max} = 202,5^\circ$ (orientace svahu, která na severní polokouli teoreticky přijímá největší množství tepla, odpovídá JZ expozici (Cristea et al. 2017)). Index expozice větru (*wind exposition index*) jsem vypočítala pro vyhledávací rádius 6 km s velikostí úhlového kroku 15° a akcelerací rovnou 1,5.

Pro správný průběh interpolace říční sítě a výpočtů hydrologických proměnných jsem rastr nadmořské výšky ošetřila vyplněním prohlubní dle Wanga & Liue (2006). Výšku nad říční sítí jsem odvodila v několika krocích. Nejprve jsem spočítala rastr akumulace toku s využitím *top-down* přístupu a metody *Multiple Flow Direction* dle Freemana (1991), která je pro aplikaci ve vegetační ekologii uváděna jako nejvhodnější (Kopecký & Čížková 2010). V dalším kroku jsem rastr akumulace toku použila pro interpolaci říční sítě (typ iniciace *Grater than*, hodnota iniciačního prahu 10 000, minimální délka segmentu 10 buněk). Z rastru nadmořské výšky a říční sítě jsem poté s defaultním nastavením

odvodila VDCN. Pro výpočet hloubky údolí (*valley depth*) jsem taktéž ponechala defaultní nastavení. Topografický vlhkostní index jsem odvodila pomocí modulu *SAGA Wetness Index*, který predikuje realističtější potenciální hodnoty vlhkosti půdy než standardní algoritmy pro výpočet TWI (Böhner & Selige 2006; Olaya & Conrad 2009).

Výpočet potenciálního příkonu sluneční energie (*potential incoming solar radiation*) jsem provedla pro rozpětí dnů od 1. 11. 2018 do 27. 3. 2020, což odpovídá době, po kterou byly v terénu aktivní mikroklimatické datalogery, s krokem 5 dní a rozlišením 2 h pro dobu od 6 do 21 hodin (odpovídá době potenciální fotosyntetické aktivity mechorostů). Pro odvození podílu viditelné části oblohy (*sky view factor*, SVF) jsem využila defaultní nastavení.

Extrakci hodnot odvozených topografických faktorů pro jednotlivé výzkumné plochy jsem provedla pomocí funkcí z R knihoven *raster* 3.4-5 (Hijmans 2020) a *sf* 0.9-6 (Pebesma 2018). Z rastrových vrstev topografických faktorů jsem funkcí *stack* vytvořila *RasterStack* objekt, který si lze představit jako přeložení všech topografických vrstev současně nad sebe, podmínkou je stejný rozsah a souřadnicový referenční systém rastrů (zde S-JTSK/Krovak East North). Poté jsem pomocí funkce *extract* extrahovala hodnoty *RasterStack* objektu v bodech pozic dataloggerů a funkcí *cbind* propojila extrahované hodnoty topografických faktorů s geografickou polohou příslušných dataloggerů.

4.3.4 Hemisférické fotografie

Světelné podmínky v podrostu jsou značně variabilní v čase i prostoru (Jennings et al. 1999), podílí se na utváření specifického mikroklimatu a ovlivňují distribuci mechorostů (Rambo & Muir 1998). S nástupem digitální fotografie a rozvojem softwarů pro její analýzu se v současnosti pro výpočet otevřenosti stanoviště (*canopy openness*, CO) a dalších atributů vegetačního zápoje hojně využívají hemisférické fotografie (Frazer et al. 1997), a to i v bryologii (např. Aragón et al. 2015; Sonnleitner et al. 2009). Poskytují trvalý záznam o geometrii korunového patra, ze kterého je možné odvodit širokou škálu informací o světelných podmínkách v definovaném časovém úseku bez nutnosti dlouhodobého měření (Fournier 2017).

Hemisférické fotografie korunového patra všech výzkumných ploch jsem pořídila 23. 6. 2020 fotoaparátem Nikon D750 s objektivem Sigma 4.5 mm f/2.8 Circular Fisheye z výšky 1,3 m (Fournier 2017) při plném olistění stromů a polojasné obloze. Pro stabilizaci fotoaparátu v dané výšce a vodorovné poloze jsem používala stativ a vodováhu připevněnou na těle fotoaparátu. Osa objektivu směřovala svisle, fotografie jsou orientovány horní stranou k severu (důležité pro analýzu fotografií v softwaru R), k orientaci fotoaparátu jsem používala buzolu. Při focení jsem používala přednastavený režim pro hemisférické fotografie (s pevně nastavenou clonou f/16 a hodnotou ISO 100 a expozičními kroky -3, -2 a -1), který automaticky pořídí sérii tří snímků s různou expozicí.

Analýza hemisférických fotografií obecně spočívá ve třech základních krocích: a) příprava – výběr a kontrola kvality vstupních fotografií, b) klasifikace – určení prahové hodnoty pro rozlišení mezi

oblohou a vegetací, převod hemisférické fotografie na binární obraz (Obr. 12), c) vlastní výpočty – extrakce zájmových kvantitativních charakteristik.

Pořízené hemisférické fotografie jsem zpracovala dle R skriptu *HemisphereR_1.01* navrženého speciálně pro analýzu hemisférických fotografií, jehož autorem je Mgr. Martin Macek, Ph.D. z oddělení GIS a DPZ Botanického ústavu AV ČR. Otevřenost stanoviště (CO) vyjádřenou jako podíl viditelné oblohy nezakryté vegetací při pohledu z bodu měření (Jennings et al. 1999) jsem vypočetla pomocí funkce *hemisphere*, která automaticky převede hemisférickou fotografii na stupně šedé se zvýrazněným kontrastem mezi vegetací (zelený kanál) a oblohou (modrý kanál), klasifikuje pixely viditelné oblohy a vypočítá parametr CO jako podíl součtu prostorového úhlu viditelné oblohy vůči celé hemisféře.



Obr. 12: Nahoře původní hemisférická fotografie, dole totožná fotografie po převedení na binární obraz (foto A. Růžicková).

4.3.5 Odběr půdních vzorků a stanovení pH

Substrátové pH může vysvětlovat velké množství variability v diverzitě a druhovém složení mechorostů (Eldridge & Tozer 1997; Mežaka et al. 2012). Proto jsem navzdory předpokladu značně homogenních půdních poměrů na studované lokalitě provedla kontrolní měření pH půdy na všech výzkumných plochách. Odběr vzorků půdy jsem provedla dne 26. 6. 2020. Na každé z ploch jsem odebrala jeden směsný vzorek tvořený devíti dílčími odběry (Oldén et al. 2016; Suchara 2007; Tyler et al. 2018). Odběry jsem prováděla nerezovým nástrojem z hloubky max. 5 cm (Chytrý et al. 2007; Löbel et al. 2006; Oldén et al. 2016; Tyler et al. 2018), po odstranění povrchové vrstvy hrabanky (Oldén et al. 2016). Po transportu z terénu vzorky vysychaly v otevřených polyethylenových sáčkách při pokojové teplotě po dobu jednoho měsíce.

V laboratorní části jsem postupovala dle Suchary (2007). Usušené vzorky zeminy jsem roztřela tloučkem v keramické třecí misce (průměr 10 cm). Zeminu jsem přesila přes kovové síto s velikostí ok 2 mm. Na laboratorních předvážkách jsem z každého vzorku odvážíla 10 g 2 mm jemnozemě, kterou jsem v poměru 1 : 5 smísila v plastových uzavíratelných nádobách o objemu 100 ml s deionizovanou vodou (50 ml). Poté byly vzorky třepány v přístroji Ika® HS 260 control po dobu 15 min při rychlosti 170 otáček/min, následovala 30minutová sedimentace. Výluhy jsem přecedila přes filtrační papír a ve filtrátu ihned změřila pH a teplotu (Obr. 13). K potenciometrickému stanovení pH jsem používala kapesní pH metr WTW pH/Cond 340i a kombinovanou elektrodu pH Electrode SenTix® 41 WTW Plus.

Před zahájením měření jsem provedla dvoubodovou kalibraci AutoCal TEC za použití WTW technických roztoků pufrů o pH 4,01 a 7,0 dle návodu uvedeného výrobcem pH metru.

U pěti vzorků s větším množstvím nasáklavého materiálu došlo k absorpci veškerého rozpouštědla, proto jsem musela přidat deionizovanou vodu (poměr přibližně 1 : 10). Bohužel z důvodů nedostatku odebrané zeminy v terénu nebylo možné měření pH zopakovat pro všechny vzorky se stejným ředícím poměrem 1 : 10 a odebrání kompletně nových vzorků v terénu nešlo zopakovat z časových a technických důvodů. Výstupy explorativní analýzy naměřených hodnot pH nenásvědčují, že by vzorky s větším ředícím poměrem byly odlehle od ostatních pozorování (mají pouze mírnou tendenci k nižším hodnotám pH), proto nebyly pro další postup vyloučeny.



Obr. 13: Laboratorní měření pH půdních vzorků (foto A. Růžicková).

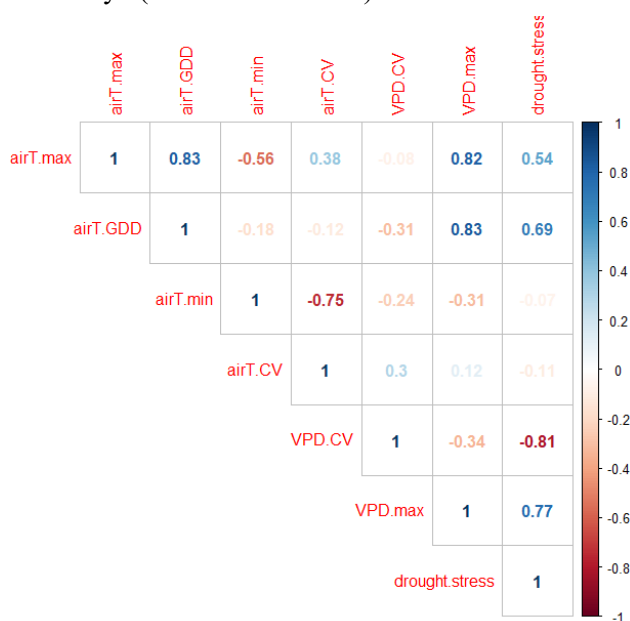
4.4 Statistické zpracování dat

Veškerou práci s daty jsem prováděla v softwaru R verze 3.6.1 (R Core Team 2019).

4.4.1 Výběr environmentálních prediktorů

Častým rysem ekologických dat je velké množství prediktorů a vzájemné vztahy mezi nimi (kolinearita) (Graham 2003). Kolinearita komplikuje použití řady běžných statistických metod včetně mnohonásobné lineární regrese (Dormann et al. 2012). Velké množství prediktorů může způsobit *overfitting* a omezenou možnost inference (zobecnění) výsledků analýz (Coelho et al. 2019).

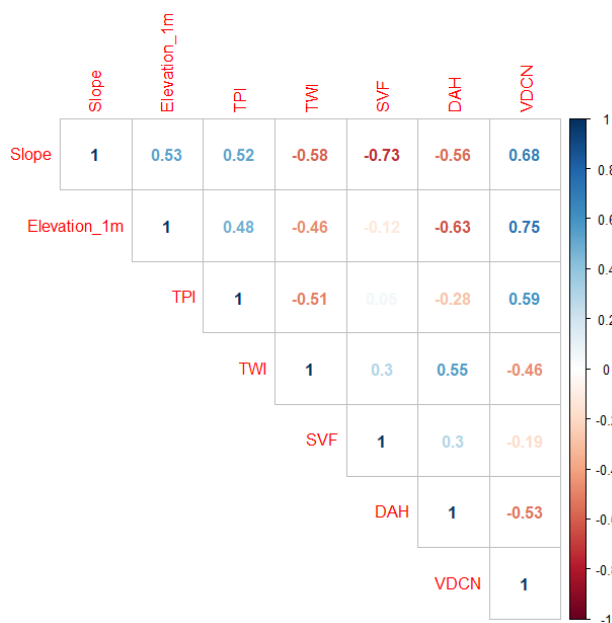
Z celkového počtu 38 mikroklimatických prediktorů (Tab. P1) jsem po vizuální kontrole kvůli minimální varianci vyřadila osm prediktorů (*RH.max*, *RH90.max*, *RH85.max*, *RH80.max*, *VPD.min*, *VPD10.min*, *VPD15.min*, *VPD20.min*). Zbýlé mikroklimatické prediktory byly vzájemně silně korelované, proto jsem na základě korelační matice vybrala pro další práci pouze sedm prediktorů s hodnotou Spearmanova korelačního koeficientu $< 0,85$ (Chen et al. 2015; Elith et al. 2006, McCune et al. 2020), viz Obr. 14.



Obr. 14: Korelační matice finálního výběru sedmi mikroklimatických prediktorů.

Z dvojice korelovaných prediktorů jsem vybrala ten prediktor, který jsem na základě literatury považovala ve vztahu k mechorostům za více ekologicky relevantní. Pro zachycení teplotních extrémů jsem do finálního mikroklimatického setu vybrala prediktory *airT.max* a *airT.min* (Fenton & Frego 2005, Man et al. in prep.). Kumulativní účinek teploty jsem vyjádřila pomocí prediktoru *airT.GDD* (Dahlberg et al. 2020). Jako indikátor kolísání mikroklimatických podmínek jsem vybrala prediktory *airT.CV* a *VPD.CV* (Man et al. in prep.; Niittynen et al. 2019). Míru evaporačního potenciálu vzduchu vyjadřuje prediktor *VPD.max* (Baker et al. 2018; Fenton & Frego 2005) a délku trvání podmínek s vyšším evaporačním stresem prediktor *drought.stress*.

Z celkového počtu 12 topografických prediktorů odvozených z DTM (Tab. P2) jsem na základě korelační matice kvůli vzájemné korelaci vyřadila pět prediktorů. Pro další práci zůstalo sedm topografických prediktorů (Spearmanův korelační koeficient < 0,85), vybraných s ohledem na ekologický význam pro mechorosty (Cerrejón et al. 2020; Moeslund et al. 2013) a tak, aby dobře postihly charakteristiky reliéfu (Lecours et al. 2016, 2017): *Slope*, *Elevation_1m*, *Topographic_Position_Index*, *Topographic_Wetness_Index*, *Sky_View_Factor*, *Diurnal_Anisotropic_Heating*, *Vertical_Distance_to_Channel_Network*, viz Obr. 15.



Obr. 15: Korelační matice finálního výběru sedmi topografických prediktorů.

U vegetačního zápoje jsem pro další práci zachovala všechny tři prediktory (Spearmanův korelační koeficient < 0,3): *CO* (otevřenost stanoviště), *E1_male/E1_velke* (procentuální pokryvnost bylinného patra u malých/velkých snímků), *E2_male/E2_velke* (procentuální pokryvnost keřového patra u malých/velkých snímků).

Pro absenci variability jsem z dalších analýz vyloučila půdní pH. Substrátové proměnné (procentuální pokryvnost osmi kategorií typu substrátu, viz Tab. 3) představují v této práci kovariáty. Je dobře známo, že substrát vysvětluje velké množství variability v diverzitě a distribuci mechorostů (Evans et al. 2012; Rambo & Muir 1998). Aby bylo možné studovat čistý vliv environmentálních prediktorů, je nutné vliv substrátu odfiltrovat. Snahou proto bylo sestavit úzký fixní set substrátových prediktorů, které co nejlépe zastoupí celkový vliv substrátu, ale nezatíží modely. Výsledkem je výběr tří prediktorů, jednotně používaných ve všech následujících analýzách: *favourable_type_substrate* je suma procentuálních pokryvností substrátů vhodných pro výskyt mechorostů v rámci snímku (lesní půda,

skála, mrtvé dřevo, borka živých stromů, obnažená půda), *Deadwood* je procentuální pokryvnost mrtvého dřeva v rámci snímku, *Rock* je procentuální pokryvnost skály v rámci snímku.

Pro vyloučení kolinearity prediktorů z různých skupin environmentálních prediktorů jsem vypočítala korelační matici pro všechny vybrané prediktory (mezi skupinami prediktorů byl Spearmanův korelační koeficient $< 0,6$), viz Obr. P2.

4.4.2 Explorace a vizualizace struktury dat – neomezená ordinace

Pokud uvažujeme pouze jeden soubor proměnných zaznamenaných na objektech, jsou vhodným nástrojem pro explorační analýzu mnohorozměrných dat metody neomezené ordinace. Umožňují prozkoumat strukturu dat, zhodnotit nejvýznamnější gradienty celkové variability v datech a vizualizovat vzájemné (ne)podobnosti objektů dané tím, jakých hodnot v těchto objektech nabývají proměnné (Paliy & Shankar 2016).

K exploraci mikroklimatických a topografických dat, pro tento účel uvažovaných jako závislé proměnné, jsem použila analýzu hlavních komponent (*principal component analysis*, PCA) (Pearson 1901). Jde o jednu z nejčastěji využívaných ordinačních metod určených primárně pro analýzu kontinuálních proměnných (Cannone et al. 2013; Ceschin et al. 2012; Gecheva et al. 2011; Holz et al. 2002; Rice et al. 2008; Ross-Davis & Frego 2002). Podstatou PCA je výpočet nových nezávislých proměnných, tzv. hlavních komponent (*principal components*, PC), které jsou lineární kombinací původních proměnných. První PC představuje osu v mnohorozměrném datovém prostoru procházející ve směru největší variability dat, další PC jsou konstruovány vždy kolmo na předcházející PC tak, aby procházely ve směru největšího zbývajících gradientu variability dat (Abdi & Williams 2010; Paliy & Shankar 2016). Pro každou skupinu environmentálních proměnných jsem provedla samostatnou PCA pomocí funkce *rda* z knihovny *vegan* (Oksanen et al. 2020). Protože proměnné mají různé jednotky, standardizovala jsem je na jednotkovou varianci (argument *scale* = TRUE).

K vyjádření hlavních trendů v druhovém složení společenstev snímků a pro vizualizaci výskytu jednotlivých druhů mechorostů na gradientu vybraných environmentálních faktorů jsem použila techniku nemetrického mnohorozměrného škálování (*non-metric multidimensional scaling*, NMDS) (Macek et al. 2019; Mandl et al. 2009; McCune et al. 2020; Paavola et al. 2006; Tessler et al. 2014). Na rozdíl od PCA není u NMDS nutný předpoklad linearitu vztahů mezi proměnnými a pro měření vzdálenosti mezi objekty lze použít i neeuklidovské vzdálenosti (Paliy & Shankar 2016). Hlavním principem NMDS je určení pořadí objektů dle vzdáleností mezi nimi a nalezení takového jejich uspořádání v prostoru o zvoleném počtu dimenzí, které nejlépe odpovídá rozdílům v pořadí objektů (Kruskal 1964; Paliy & Shankar 2016). Mírou neshody mezi nařazenou vzdáleností objektů v NMDS ordinačním prostoru a vzdálenostmi mezi objekty danými ve vstupní matici (ne)podobnosti je parametr stres (*stress*), hodnoty stresu nižší než 0,15–0,2 se považují za přijatelné (Clarke 1993).

Dvourozměrnou a třírozměrnou NMDS analýzu druhového složení snímku jsem provedla pomocí funkce *metaMDS* z knihovny *vegan* (Oksanen et al. 2020), jejímž specifíkem je, že výslednou

konfiguraci objektů v NMDS ordinačním prostoru natočí tak, aby byla maximalizována variance objektů na první NMDS ose. Maximální počet náhodných startů se rovnal 500 a maximální počet iterací během jednoho NMDS cyklu byl nastaven na 999. Pro vyjádření vzdáleností mezi snímky jsem použila matici nepodobnosti založenou na Simpsonově indexu nepodobnosti (detailně v kapitole 4.4.4). Skóry druhů jsem vypočetla metodou vážených průměrů pomocí funkce *wascor*. Snímky jsem podle výšky nad říční sítí (VDCN) rozčlenila do tří kategorií: snímky s $VDCN \leq 30$. percentil VDCN jsem přiřadila do kategorie *dno rokle*, snímky s hodnotou $VDCN \geq 70$. percentil představují kategorii *svrchní partie* a zbylé snímky zastupují kategorii *střední partie*. Pro vizualizaci lineárních trendů vztahů mezi podobností druhového složení snímků, výskytem jednotlivých druhů a gradientem prostředí jsem do NMDS ordinačního prostoru pomocí funkce *envfit* pasivně promítla mikroklimatické a topografické faktory (standardizovány po sloupcích na nulový průměr a jednotkovou varianci pomocí funkce *decostand* (Király et al. 2013)) a druhy se statisticky signifikantní korelací se skóry snímků (p -hodnota $< 0,05$, počet permutací 9999) (Macek et al. 2019; Niittynen et al. 2019). Pro výpočet neparametrických vyhlazených trendů vybraných environmentálních faktorů *drought.stress* a *Topographic_Wetness_Index* a jejich vynesení v NMDS ordinačním diagramu jsem použila funkci *ordisurf* (Bartels et al. 2018; Giaccone et al. 2019).

Pro detailnější představu, jakým způsobem se změny environmentálních podmínek na lokalitě odrazí na distribuci mechorostů, jsem pro gradient těchto faktorů sestavila sloupcové grafy vyjadřující poměr frekvence výskytu jatrovek a mechů a poměr pokryvností vybraných hygro- až mezofytních a mezo- až xerofytních druhů mechorostů na gradientu daných faktorů. Druhy jsem vybrala, a do kategorií hygro- až mezofytní a mezo- až xerofytní rozčlenila (viz Tab. P5), na základě práce Dierßen (2001) a pozorování z bryologického snímkování v terénu tak, aby diagnostikovaly charakteristické podmínky. Vybraný druh musel být zaznamenán alespoň na pěti snímcích.

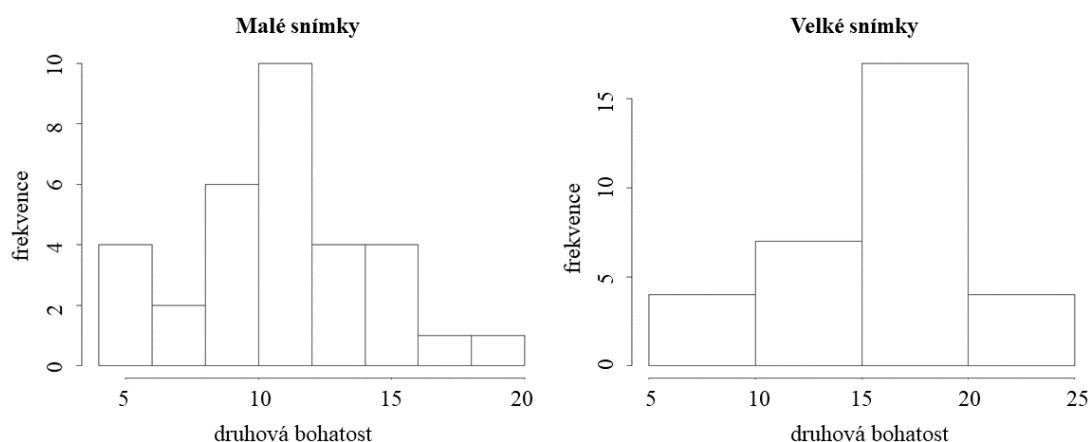
4.4.3 Modely druhové bohatosti mechorostů – mnohonásobná lineární regrese

K vyhodnocení vlivu mikroklimatu, topografie a vegetačního zápoje (CO a pokryvnost pater E1 a E2) na druhovou bohatost mechorostů jsem použila mnohonásobnou lineární regresi (Evans et al. 2012; Francis et al. 2012; Gignac & Dale 2005; McCune et al. 2020). Protože jednou z důležitých otázek této diplomové práce je, zda se reakce mechorostů na mikroklima liší v závislosti na zvolené prostorové škále, sestavovala jsem veškeré modely pro malé a velké snímky zvlášť.

Druhová data jsem, vzhledem k předpokladu, že se vliv environmentálních prediktorů projeví spíše na úrovni (ne)výskytu druhů, než v rozdílech pokryvnosti druhů (souvisí více např. s biologií daných druhů či biotickými interakcemi), převedla na prezence-absence. Při nižším počtu pozorování (32) to přináší také výhody v podobě snížení komplexity systému.

Závislou proměnnou je druhová bohatost vyjádřená jako celkový počet druhů zaznamenaný na snímku (Bartels et al. 2019). Technikou první volby pro takové závislé proměnné (diskrétní proměnné nabývající hodnot nízkých celých čísel) jsou zobecněné lineární modely (*generalized linear models*,

GLM) (Heikkinen & Neuvoenen 1997; Warton et al. 2016). Explorace závislé proměnné však ukázala, že je možno ji aproximovat normálním rozdělením – její průměr je relativně vysoký ($\bar{x}_{\text{velké snímky}} = 15,84$, $\bar{x}_{\text{malé snímky}} = 11,34$) a histogram jejího rozdělení není výrazně šikmý (Obr. 16). Pak mohou klasické lineární modely (*linear models*, LM) představovat vhodnou alternativu ke GLM (Ferrer-Castán & Vetaas 2005; Warton et al. 2016). Pro ověření adekvátnosti této volby jsem pro každý z předvybraných prediktorů sestavila postupně pomocí obou zvažovaných metod samostatné modely. Predikce modelů byly stabilní při použití technik LM i GLM. Diagnostické grafy LM modelů neindikovaly porušení předpokladů lineární regrese, proto jsem dle pravidla Ockhamovy břitvy zvolila jednodušší přístup s využitím LM – mnohonásobnou lineární regresi.



Obr. 16: Histogram druhové bohatosti pro malé snímky (vlevo) a velké snímky (vpravo).

Parciální regresní koeficienty jsou při mnohonásobné lineární regresi odhadovány pomocí metody nejmenších čtverců. K testování dílčích hypotéz o vlivu jednotlivých prediktorů slouží t-testy. K testu celkové signifikance modelu slouží F-test. Podíl vysvětlené variability udává koeficient determinace R^2 (Crawley 2002).

Předpoklady mnohonásobné lineární regrese jsou nezávislost pozorování, linearita vztahů, normální rozdělení reziduálů a homogenita variance (Crawley 2002). V reálu je ale předpoklad linearity ekologických vztahů často zjednodušený (Schweiger & Beierkuhnlein 2016; Zellweger et al. 2019a) a vychází spíše z potřeby zpřístupnit data pro analýzy běžně dostupnými statistickými metodami (Makarenkov & Legendre 2016).

Na základě literatury lze očekávat možnou nelineární odpověď mechorostů na změny environmentálních podmínek (Stewart & Mallik 2006), a to zejména u některých mikroklimatických faktorů (Táborská et al. 2020). Typickým příkladem je nelineární reakce mechorostů na teplotu (Dilks & Proctor 1975). Pro každý ze sedmi mikroklimatických prediktorů jsem proto postupně sestavila trojici modelů závislosti druhové bohatosti na prvním, druhém a třetím tzv. ortogonálním polynomu příslušného prediktoru, celkem tedy 42 modelů (21 pro malé, 21 pro velké snímky). Z trojice modelů jsem vybrala ten nejlepší na základě zhodnocení věrohodnosti predikce modelu a s ohledem na

interpretační smysluplnost. Pokud nebyla situace jednoznačná, volila jsem model s nejnižší hodnotou Akaikeho informačního kritéria (*Akaike information criterion*, AIC) vypočteného funkcí *AICc* s implementovanou korekcí pro malý počet pozorování z knihovny *AICcmodavg* (Mazerolle 2020) dle Chena et al. (2015). Použití polynomu druhého stupně výrazně zlepšilo predikce modelů u prediktorů *airT.max* a *VPD.CV*, pro další analýzy jsem tedy používala jejich druhé polynomy (Tsiftsis et al. 2018). Odpověď druhové bohatosti mechorostů na topografické a vegetační prediktory žádné nelineární trendy nevykazovala.

Jedním z nástrojů pro hledání optimálního modelu, který jako celek vysvětlí co největší množství variability s využitím co nejmenšího počtu prediktorů (Graham 2003), je automatický postupný výběr (Gignac & Dale 2005). V rámci každé ze tří skupin environmentálních prediktorů jsem proto automatickým dopředným (*forward*) výběrem na základě kritéria AIC pomocí funkce *step* vybrala model s nejvyšší parsimonií (úsporností) (Alexander et al. 2016; Heikkinen et al. 2004; Silva & Souza 2018). Konzervativnější alternativou, která brání nadhodnocení vysvětlené variability, je *forward* selekce dle Blancheta et al. (2008), použitá např. ve studii Zhukové et al. (2021). Výběr může být zahájen pouze tehdy, je-li plný model (se všemi prediktory) signifikantní. K zastavení výběru dojde, jakmile je porušeno jedno z definovaných kritérií: a) přesáhnutí stanovené hladiny pravděpodobnosti alfa (zde $\alpha = 0,05$), b) přesáhnutí hodnoty upraveného koeficientu determinace R^2_{adj} plného modelu. Nulový model byl pro všechny tři skupiny prediktorů definován jako *druhá bohatost* ~ 1 .

Do finálních modelů jsem použila prediktory z modelů vybraných *forward* selekcí dle kritéria AIC. Ucelený přehled prediktorů použitých v plných modelech a prediktorů vybraných automatickou selekcí uvádím v Tab. P3. Celkem jsem sestavila 28 modelů (14 pro malé snímky, 14 pro velké snímky), které jsem použila pro rozklad variability vysvětlené jednotlivými skupinami prediktorů (kapitola 4.4.5). Substrát jsem jako kovariátu v modelech umístovala vždy před zájmové prediktory.

4.4.4 Modely druhového složení společenstev mechorostů – omezená ordinace

Pokud na objektech zaznamenáváme dva různé soubory proměnných, závislé (př. skladba druhů) a nezávislé (př. environmentální prediktory) a chceme-li interpretovat vztah těchto dvou skupin proměnných, používáme metody omezené ordinace. Oproti metodám neomezené ordinace jsou zde ordinační osy konstruovány tak, aby vysvětlily co největší množství variability závislých proměnných na základě variability v souboru nezávislých proměnných (Paliy & Shankar 2016; Šmilauer & Lepš 2014).

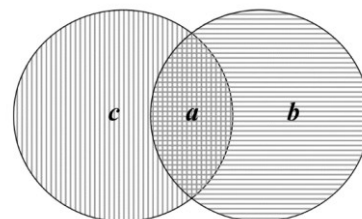
Změny v druhovém složení společenstev mechorostů mezi snímky jsem studovala jako funkci environmentálních prediktorů pomocí redundanční analýzy založené na vzdálenosti (*distance based redundancy analysis*, db-RDA) (Legendre & Andersson 1999). Je obdobou klasické redundanční analýzy (*redundancy analysis*, RDA, Rao (1964)) pro závislé proměnné vyjádřené jako matice nepodobnosti. RDA je omezenou verzí PCA a tudíž stejně jako PCA předpokládá lineární vztahy mezi

proměnnými a pracuje pouze s Euklidovskou vzdáleností. Oproti tomu db-RDA lze aplikovat i při použití neeuklidovských vzdáleností (Paliy & Shankar 2016).

Rozdílnost v druhovém složení společenstev mechorostů mezi snímky (závislá proměnná) jsem vyjádřila jako matici nepodobnosti založenou na Simpsonově indexu nepodobnosti (Fenton & Frego 2005; Jankowski et al. 2013; Kopecký & Macek 2015; Leprieur et al. 2011; Opedal et al. 2015; Silva & Souza 2018), kterou jsem spočítala pomocí funkce *betadiver* z knihovny *vegan* (Oksanen et al. 2020). Simpsonův index nepodobnosti (β_{sim}) se pro dvojici snímků vypočítá jako:

$$\beta_{sim} = 1 - \frac{a}{\min(b,c)+a},$$

kde význam parametrů a , b a c vysvětluje Obr. 17 a $\min(b,c)$ znamená výběr menšího z parametrů b , c . Vzorec výpočtu vychází z práce Lennona et al. (2001), který je založen na práci Simpsona (1943). Zde uvádím zjednodušenou podobu zápisu dle Koleffové et al. (2003).



Obr. 17: Vennův diagram hypotetického prostorového rozložení druhů mezi dvojicí snímků. Podmnožina a obsahuje sdílené druhy, které se vyskytují zároveň v obou snímcích. Podmnožiny b a c obsahují druhy, které jsou přítomny pouze v jednom ze snímků a v druhém se nevyskytují. Převzato z Koleffové et al. (2003).

Výhodou Simpsonova indexu nepodobnosti oproti jiným často používaným indexům beta diverzity pro prezence-absence data (např. Whittakerův, Sørensenův nebo Jaccardův index) je, že není ovlivněný rozdíly v druhové bohatosti mezi snímky. Lépe vyjadřuje skutečný obrat druhů mezi snímky spíše než změny v druhové bohatosti. Maximálních hodnot, které značí zcela nepodobnou dvojici snímků, β_{sim} dosahuje tehdy, je-li málo sdílených druhů v podmnožině a a zároveň je-li relativní zastoupení druhů v podmnožině b a c srovnatelné. Pokud snímky nesdílí žádné společné druhy, jsou tyto snímky na základě β_{sim} vyhodnoceny jako zcela nepodobné, bez ohledu na druhovou bohatost snímků (Koleff et al. 2003; Opedal et al. 2015).

Stejně jako v případě lineárních modelů druhové bohatosti jsem i zde prováděla analýzy zvlášť pro malé a velké snímky. Protože množství variability vysvětlitelné gradientem environmentálních podmínek v omezených ordinačních technikách závisí na vnitřní heterogenitě datového souboru (Økland et al. 1999), vypočítala jsem nejprve analýzu hlavních koordinát (*principal coordinates analysis*, PCoA) druhového složení, což je neomezená verze db-RDA. Umožní zhodnotit strukturu a komplexitu datového souboru bez ohledu na vztah k podmínkám prostředí (Macek et al. 2019). Několik prvních PCoA os vysvětlovalo u malých i velkých snímků srovnatelné množství variability, což vypovídá o podobné heterogenitě obou datasetů a potvrzuje srovnatelnost údajů o vysvětlené variabilitě.

Opět jsem nejprve snížila počet prediktorů automatickou *forward* selekcí pomocí funkce *ordistep* prováděnou na úrovni jednotlivých skupin environmentálních prediktorů na základě kritéria AIC a p-hodnot z Monte Carlo permutačních testů. Pro srovnání jsem provedla přísnější *forward* selekci dle

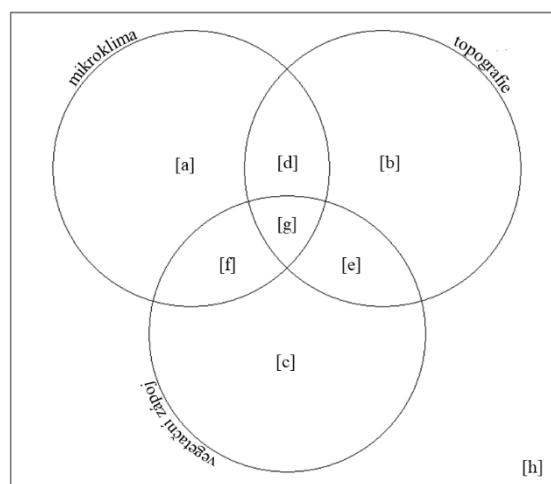
Blancheta et al. (2008) pomocí funkce *ordiR2step* ($\alpha = 0,05$, R^2_{adj} dle příslušného plného modelu). Nulový model a plné modely byly sestaveny analogicky těm v analýzách druhové bohatosti.

Pro vlastní výpočet db-RDA jsem použila funkci *capscale* z knihovny *vegan* (Oksanen et al. 2020) založenou na postupu dle Legendra & Anderssona (1999). Signifikanci db-RDA modelů jsem testovala *ANOVA like permutation* testem (Legendre et al. 2011) založeným na 9999 permutacích (Caners et al. 2010; Heikkinen et al. 2004; Weibull 2016) prováděných v rámci bloků odpovídajících jednotlivým transektům (Obr. 6). Substrát jsem definovala jako kovariátu pomocí argumentu *Condition* (Zhukova et al. 2021). Celkem jsem sestavila 28 modelů (14 pro malé snímky, 14 pro velké snímky), které jsem použila pro rozklad variability (kapitola 4.4.5).

4.4.5 Rozklad variability mezi skupinami environmentálních prediktorů

Rozklad variability je technika, která umožňuje kvantifikovat a testovat nezávislý a sdílený vliv jednotlivých skupin prediktorů na závislou proměnnou (Chen et al. 2015; Heikkinen et al. 2004; Peres-Neto et al. 2006). Množství variability v druhové bohatosti a druhovém složení mechorostů vysvětlené změnami environmentálních podmínek jsem rozdělila mezi tři skupiny prediktorů – mikroklima, topografie, vegetační zápoj (CO a pokryvnosti pater E1 a E2). Vycházela jsem z práce Legendra (2008). Získala jsem celkem osm frakcí (Obr. 18) očištěných o vliv substrátu:

- [a] nezávislý vliv mikroklimatu,
- [b] nezávislý vliv topografie,
- [c] nezávislý vliv vegetačního zápoje,
- [d] sdílený vliv mikroklimatu a topografie,
- [e] sdílený vliv topografie a vegetačního zápoje,
- [f] sdílený vliv mikroklimatu a vegetačního zápoje,
- [g] sdílený vliv všech environmentálních prediktorů,
- [h] nevysvětlená variabilita.



Obr. 18: Vennův diagram znázorňující rozklad variability vysvětlované proměnné (druhá bohatost nebo druhové složení) mezi třemi skupinami environmentálních prediktorů. Čtverec představuje 100 % množství variability závislé proměnné. Význam jednotlivých frakcí popisují výše. Upraveno podle Legendra (2008).

Práci s konkrétními modely při rozkladu variability pro výpočet množství variability závislé proměnné (druhá bohatost, druhové složení) vysvětlené jednotlivými frakcemi uvádím v Tab. P4. Analogicky jsem získala vliv jednotlivých skupin prediktorů očištěný o vliv substrátu (u db-RDA použitím argumentu *Condition* pro substrát, u lineárních modelů rozdílem R^2 modelů *druhá bohatost ~ substrát + příslušná skupina prediktorů* a *druhá bohatost ~ substrát*).

4.4.6 Modely pro konkrétní mikroklimatické prediktory

Pro porovnání samostatného vlivu jednotlivých mikroklimatických prediktorů na změny v druhové bohatosti a druhovém složení mechorostů jsem postupně sestavila pro každý z prediktorů samostatný model, zvlášť pro malé a velké snímky (LM pro druhovou bohatost, db-RDA pro druhové složení), celkem tedy 28 modelů. Signifikanci u lineárních modelů jsem testovala F-testem, u db-RDA modelů *ANOVA like permutation* testem (Legendre et al. 2011) založeným na 9999 permutacích prováděných v rámci bloků odpovídajících jednotlivým transektům (Obr. 6).

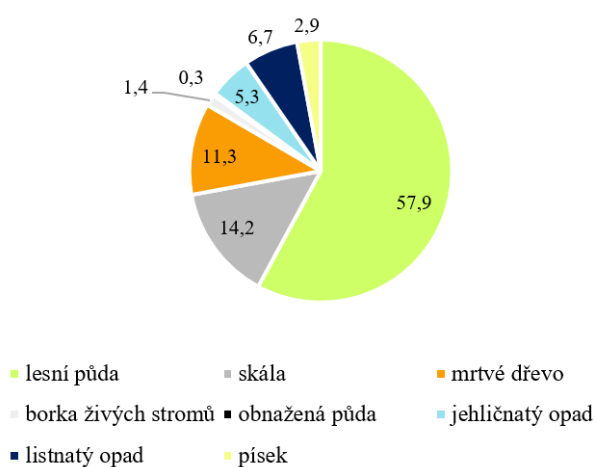
Vzájemná korelace mikroklimatických prediktorů (Obr. 14) ovšem může výstupy modelů zkreslovat (Dormann et al. 2012; Karger et al. 2012), protože překryv vlivu sdílený mezi korelovanými prediktory znemožňuje určit nezávislý vliv jednotlivých prediktorů. Pro posouzení relativního významu jednotlivých prediktorů v kontextu ostatních prediktorů jsem proto použila funkci *drop1*. Tato funkce pro každý z prediktorů automaticky sestaví dva modely, plný model (se všemi prediktory) a model bez daného prediktoru. Oba modely porovná na základě parametru AIC a F-testu. Pokud je p-hodnota daného prediktoru $< 0,05$, znamená to, že se model bez tohoto prediktoru signifikantně liší od plného modelu. To značí, že daný prediktor hrál v plném modelu určitou důležitou roli. Výstup funkce *drop1* neříká nic o čistém efektu daného prediktoru, víme pouze, že jeho odstraněním z plného modelu dojde ke ztrátě určité důležité informace.

4.4.7 Analýza vlivu mikroklimatu na mechorosty na různých typech substrátů

Pro posouzení vlivu mikroklimatu na druhovou bohatost a druhové složení společenstev mechorostů na různých substrátech jsem vybrala tři z hlediska mechorostů významné (Cole et al. 2008) a na lokalitě relativně rovnoměrně zastoupené typy substrátů (Obr. 19): a) lesní půdu (31 pozorování), b) mrtvé dřevo (30 pozorování) a c) skálu (17 pozorování). Pro každý ze substrátů jsem připravila samostatný dataset obsahující údaje o procentuální pokryvnosti příslušného substrátu v rámci snímku, prezence-absence data o druzích zaznamenaných na tomto substrátu a předvybrané mikroklimatické prediktory (u *airT.max* a *VPD.CV* opět druhý polynom). Vliv ostatních environmentálních prediktorů jsem zanedbala. Kvůli nízkému počtu pozorování skalního substrátu na malých snímcích nešlo analýzy provést pro malé a velké snímky zvlášť.

Obr. 19: Procentuální pokryvnost substrátů ve studované rokli (součet pokryvností daných typů substrátu na všech velkých snímcích).

Relativní pokryvnost typů substrátů na studované lokalitě [%]



Kvůli nízkému průměru druhové bohatosti na všech typech substrátu ($\bar{x}_{\text{lesní půda}} = 9,45$, $\bar{x}_{\text{mrtvé dřevo}} = 7,87$, $\bar{x}_{\text{skála}} = 5,24$) jsem pro analýzu vlivu mikroklimatu na druhovou bohatost na různých typech substrátu zvolila GLM s logaritmickou spojovací funkcí a předpokladem Poissonova rozdělení chyb (Acharya et al. 2011; Crawley 2002, Heikkinen et al. 2004; Opedal et al. 2015). Protože metody zobecněné lineární regrese jsou stejně jako klasické lineární modely citlivé na kolinearitu prediktorů, zredukovala jsem postupně u všech tří datasetů počet mikroklimatických prediktorů automatickou *forward* selekcí na základě kritéria AIC pomocí funkce *step*. Nulový model jsem u všech tří datasetů definovala jako *druhová bohatost ~ pokryvnost příslušného substrátu v rámci snímku [%]*, plný model jako *druhová bohatost ~ pokryvnost příslušného substrátu v rámci snímku [%] + veškeré mikroklimatické prediktory*. Z mikroklimatických prediktorů vybraných *forward* selekcí dle kritéria AIC na úrovni jednotlivých datových souborů (Tab. P3) jsem sestavila tři finální modely (pro každý typ substrátu jeden). Statistickou významnost finálních modelů jsem testovala proti příslušnému nulovému modelu χ^2 testem. Množství vysvětlené variability v druhové bohatosti jsem analogicky ke klasickému koeficientu determinace R^2 vyjádřila pomocí pseudokoeficientu determinace *log likelihood-rate* R^2 (R^2_L) (Menard 2000).

Pro analýzu vlivu mikroklimatu na druhové složení společenstev mechorostů na různých typech substrátu jsem zvolila db-RDA se závislou proměnnou ve formě matice nepodobnosti založené na Simpsonově indexu nepodobnosti (viz kapitola 4.4.4) vypočítanou zvlášť pro každý ze tří datasetů. Prediktory pro stavbu finálních modelů jsem vybrala stejným způsobem (*forward* selekce na základě kritéria AIC) jako v případě GLM modelů (Tab. P3). Nulový model byl definován jako *Simpsonova matice nepodobnosti ~ 1*, plný model jako *Simpsonova matice nepodobnosti ~ veškeré mikroklimatické prediktory*. Celkem jsem sestavila tři finální modely (pro každý typ substrátu jeden), údaj o pokryvnosti příslušného typu substrátu jsem v modelech používala jako kovariátu pomocí argumentu *Condition*. Statistickou významnost db-RDA modelů jsem testovala *ANOVA like permutation* testem (Legendre et al. 2011), stejně jako uvádím v kapitole 4.4.4.

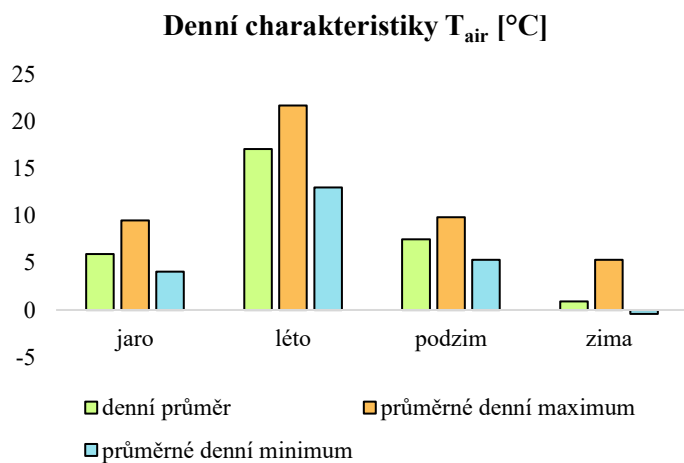
5. VÝSLEDKY

5.1 Mikroklimatická měření

5.1.1 Teplota

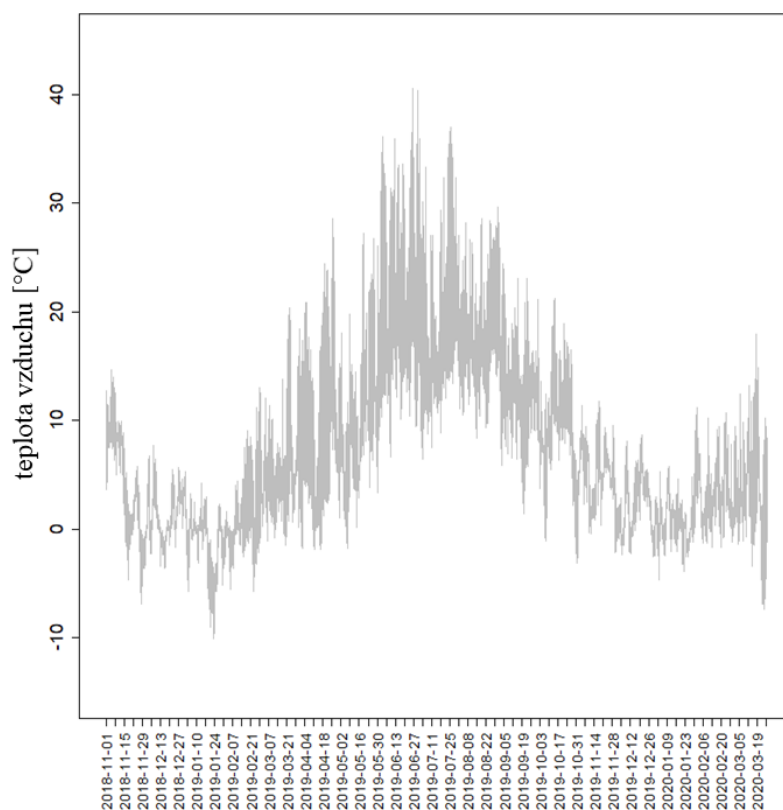
Průměrná roční teplota vzduchu (1. 1.-31. 12. 2019) studované rokle ve výšce 10 cm nad zemí vypočtená z měření všech 32 dataloggerů je $8,29\text{ }^{\circ}\text{C} \pm$ směrodatná odchylka (*standard deviation*, SD) $7,18\text{ }^{\circ}\text{C}$, medián je $7,61\text{ }^{\circ}\text{C}$. Absolutní minimum T_{air} zaznamenané na lokalitě je $-10,09\text{ }^{\circ}\text{C}$, absolutní maximum T_{air} je $40,57\text{ }^{\circ}\text{C}$. Rozpětí zaznamenaných T_{air} tak činí $50,66\text{ }^{\circ}\text{C}$. Sezónní variabilita T_{air} byla výrazná, jak ukazuje Obr. 20. Nejvyšší T_{air} jsem zaznamenala v létě a na podzim – 9,6 % letních dní mělo denní

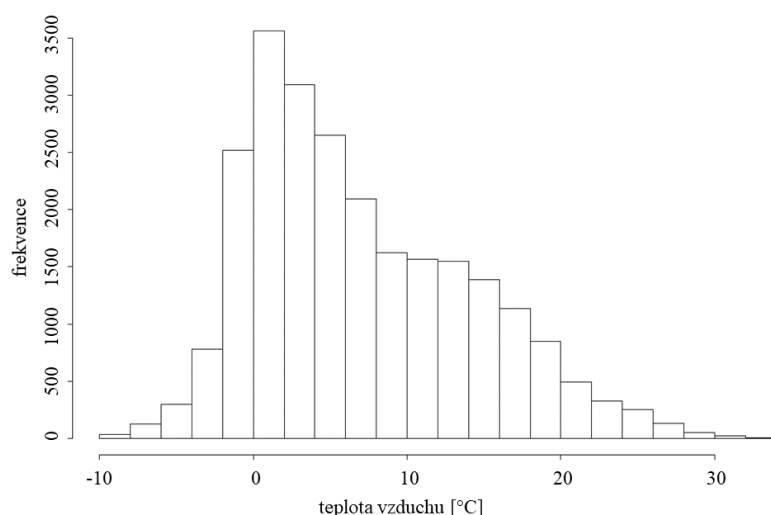
maximum T_{air} (vypočtené jako 95. percentil měření T_{air} příslušného dne) vyšší než 25 °C. Průběh křivky T_{air} (interval záznamu 30 min) během celého sedmnáctiměsíčního měření zobrazuje Obr. 21. Rozdělení zaznamenaných hodnot T_{air} je typicky mírně pozitivně šikmé (Obr. 22).



Obr. 20: Průměrné sezónní denní charakteristiky T_{air} na studované lokalitě. Sezóny jsem vymezila meteorologicky. Jaro zahrnuje data naměřená v období 1. 3.-31. 5. 2019 a 1.-27. 3. 2020. Léto zahrnuje data naměřená v období 1. 6.-31. 8. 2019. Podzim zahrnuje data naměřená v období 1. 11.-30. 11. 2018 a 1. 9.-30. 11. 2019. Zima zahrnuje data naměřená v období 1. 12. 2018-28. 2. 2019 a 1. 12. 2019-29. 2. 2020.

Obr. 21: Graf průběhu sedmnáctiměsíčního měření T_{air} složený z dat ze všech 32 dataloggerů.

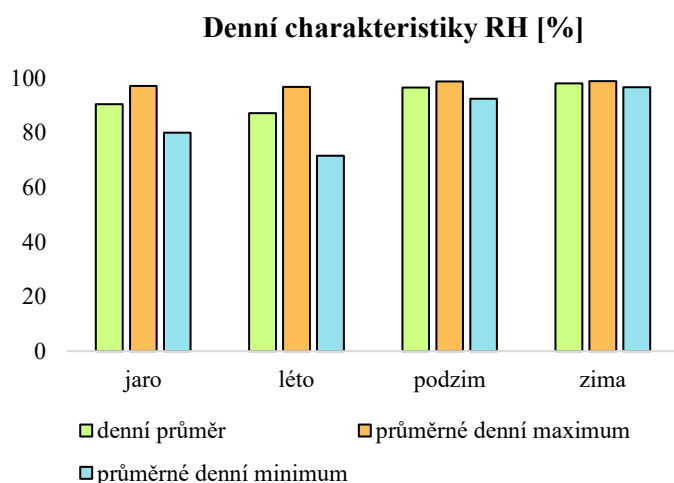




Obr. 22: Ukázka typického histogramu hodnot T_{air} naměřených během sedmnáctiměsíčního *in situ* měření (datalogger č. 4339).

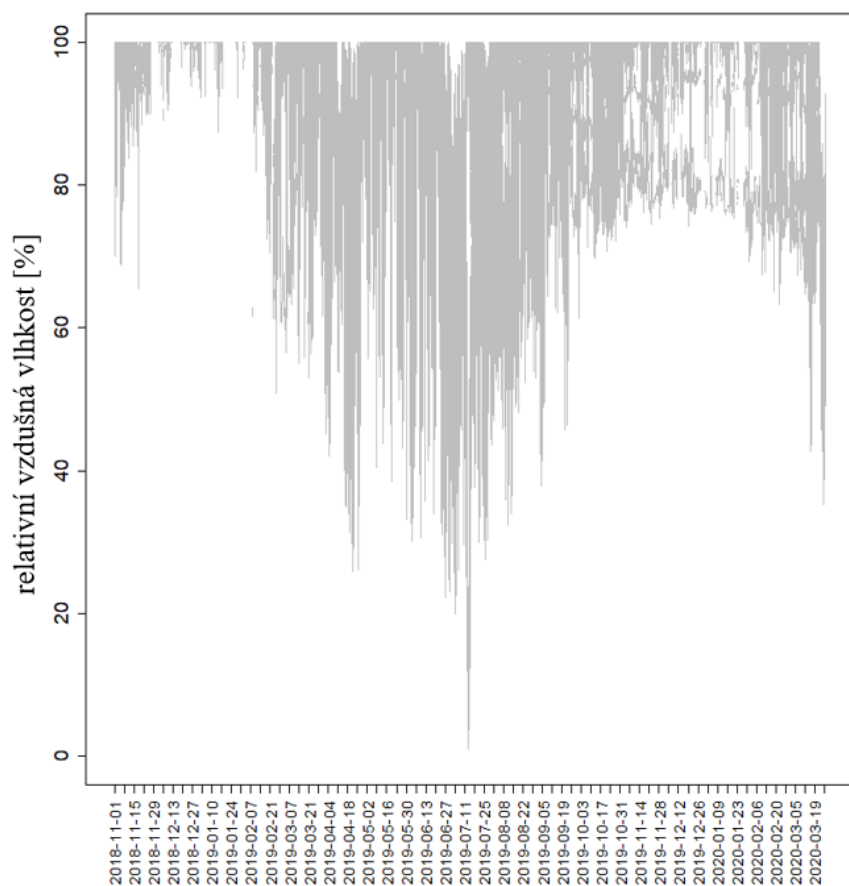
5.1.2 Vlhkost vzduchu, evaporační stres

Studovaná rokle je charakteristická vysokými hodnotami relativní vzdušné vlhkosti stabilně po celý rok (Obr. 23). Roční průměr RH (1. 1.-31. 12. 2019) studované lokality vypočtený z měření všech 32 dataloggerů (bez záznamů RH naměřených při $T_{\text{air}} < 0,3$ °C) je $92,23 \% \pm \text{SD } 12,08 \%$, medián je $98,31 \%$. Sezónní variabilitu RH ukazuje Obr. 23. Podíl času s nízkou RH (počet hodin s RH nižší než 10. percentil naměřených hodnot RH) je nejvyšší na jaře (30,4 %) a v létě (44,8 %). Naopak podzim (12,6 %) a zima (3,7 %) vykazují malou frekvenci výskytu nízké RH. Průběh křivky RH (interval záznamu 30 min) během celého sedmnáctiměsíčního měření zobrazuje Obr. 24. Rozdělení



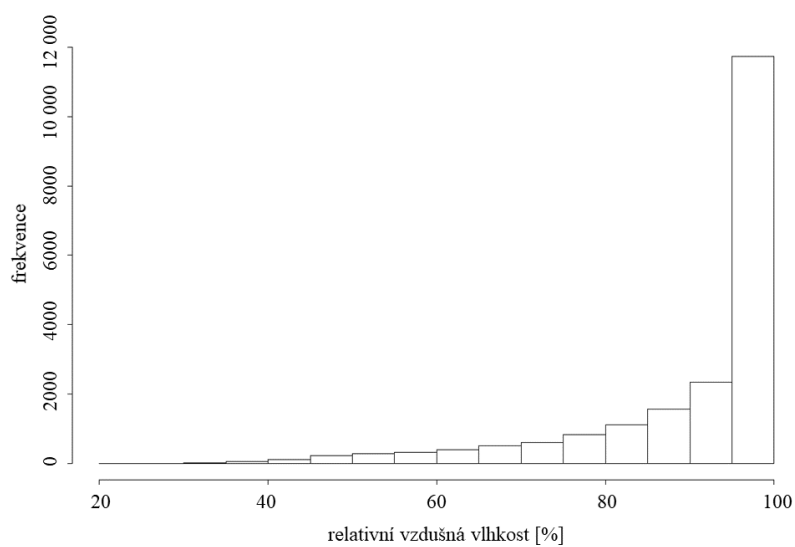
zaznamenaných hodnot RH je typicky výrazně negativně šikmé (Obr. 25).

Obr. 23: Průměrné sezónní denní charakteristiky RH na studované lokalitě. Sezóny jsem vymezila meteorologicky. Jaro zahrnuje data naměřená v období 1. 3.-31. 5. 2019 a 1.-27. 3. 2020. Léto zahrnuje data naměřená v období 1. 6.-31. 8. 2019. Podzim zahrnuje data naměřená v období 1. 11.-30. 11. 2018 a 1. 9.-30. 11. 2019. Zima zahrnuje data naměřená v období 1. 12. 2018-28. 2. 2019 a 1. 12. 2019-29. 2. 2020.



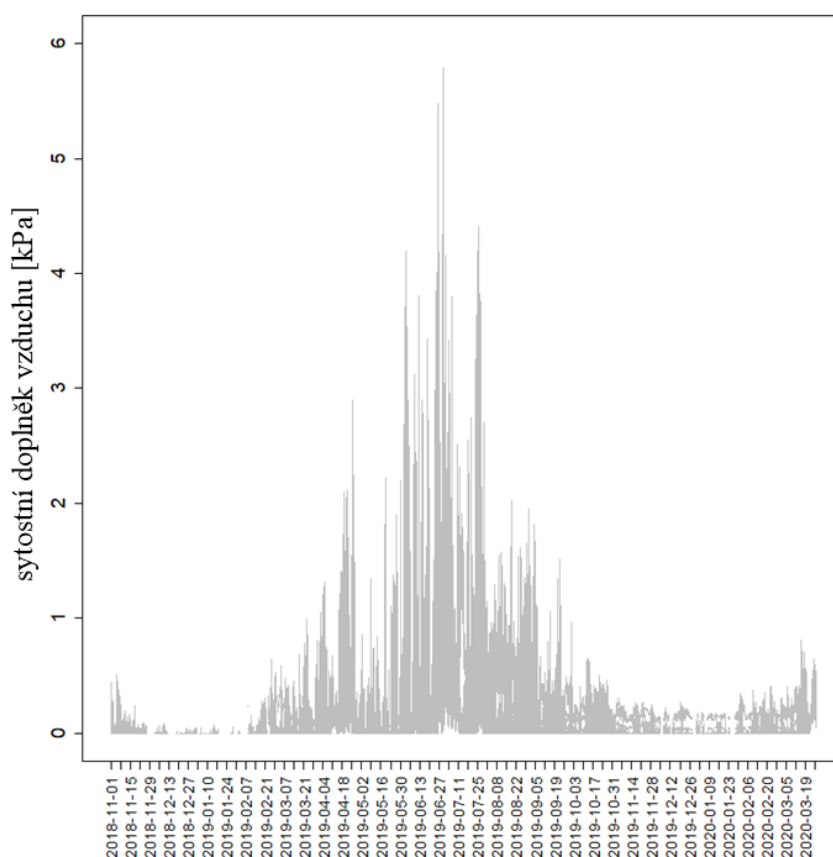
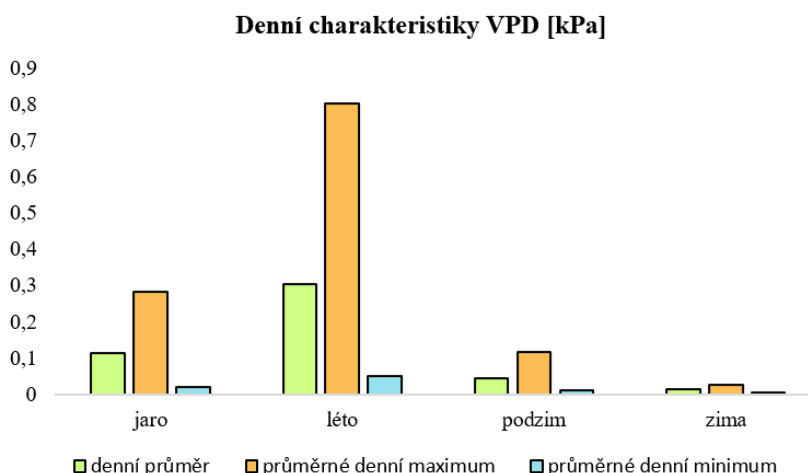
Obr. 24: Graf průběhu sedmnáctiměsíčního měření RH složený z dat ze všech 32 dataloggerů.

Obr. 25: Ukázka typického histogramu hodnot RH naměřených během sedmnáctiměsíčního *in situ* měření (datalogger č. 4339).

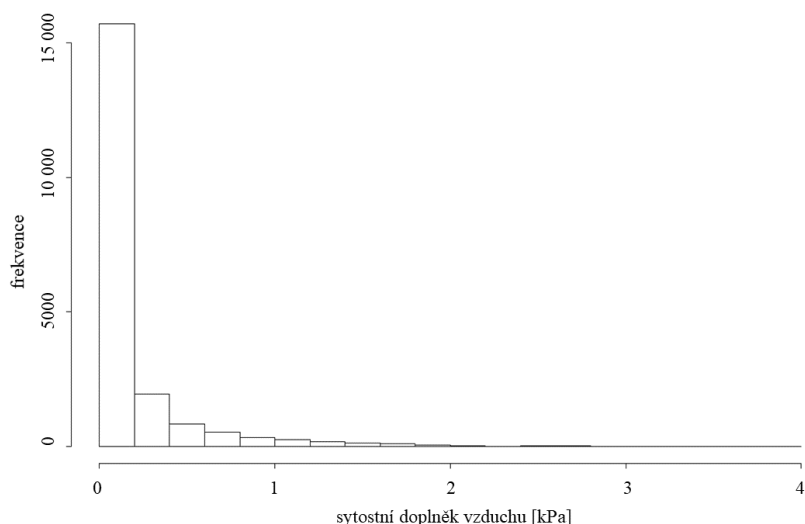


Roční průměr sytostního doplnku vzduchu (1. 1.-31. 12. 2019) studované rokle odvozený z dat ze všech 32 dataloggerů (bez záznamů RH naměřených při $T_{\text{air}} < 0,3\text{ }^{\circ}\text{C}$) je $0,14\text{ kPa} \pm \text{SD } 0,29\text{ kPa}$, medián je $0,02\text{ kPa}$. Sezónní variabilitu VPD ukazuje Obr. 26. Podíl času s vyšším evaporačním stresem (počet hodin s VPD vyšším než 90. percentil všech hodnot VPD) byl velmi vysoký v létě (45,4 %), což je způsobeno kombinací vysoké T_{air} a nízké RH. Na jaře byly mechorosty vystaveny vyššímu evaporačnímu stresu 19,5 % času, na podzim 8,3 % a v zimě pouze 1,1 % času. Odvozený průběh křivky VPD během celého sedmnáctiměsíčního měření zobrazuje Obr. 27. Rozdělení odvozených hodnot VPD je typicky výrazně pozitivně šikmé (Obr. 28).

Obr. 26: Průměrné sezónní denní charakteristiky VPD na studované lokalitě. Sezóny jsem vymezila meteorologicky. Jaro zahrnuje data naměřená v období 1. 3.-31. 5. 2019 a 1.-27. 3. 2020. Léto zahrnuje data naměřená v období 1.6.-31. 8. 2019. Podzim zahrnuje data naměřená v období 1. 11.-30. 11. 2018 a 1. 9.-30. 11. 2019. Zima zahrnuje data naměřená v období 1. 12. 2018-28. 2. 2019 a 1. 12. 2019-29. 2. 2020.



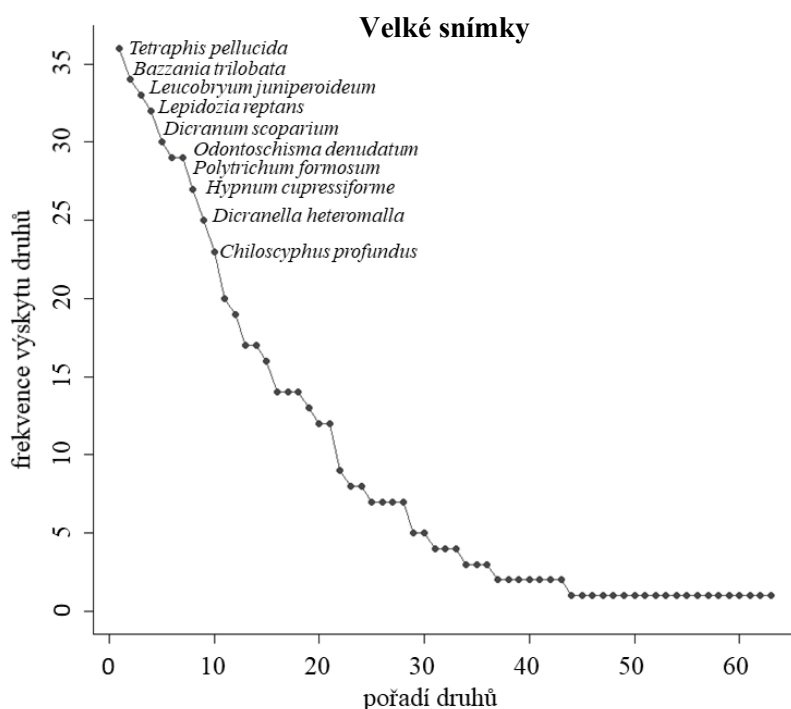
Obr. 27: Graf průběhu VPD odvozeného ze sedmnáctiměsíčního měření T_{air} a RH složený z dat ze všech 32 dataloggerů.



Obr. 28: Ukázka typického histogramu hodnot VPD odvozených ze sedmnáctiměsíčního *in situ* měření T_{air} a RH (datalogger č. 4339).

5.2 Bryologické snímkování

Celkem jsem na 38 výzkumných plochách zaznamenala 62 druhů mechorostů (23 druhů játrovek a 39 druhů mechů, Tab. P5). Mikroskopicky jsem určila 549 vzorků. Ze 170 vzorků jsem připravila herbářové položky, které jsou uloženy v PRC (herbářové sbírky Univerzity Karlovy v Praze). Průměrný počet druhů zaznamenaný na velkých snímcích je $15,78 \pm 10,68$ SD, minimum je 6 druhů, maximum je 23 druhů. Průměrný počet druhů zaznamenaný na malých snímcích je $11,19 \pm 3,48$ SD, minimum je

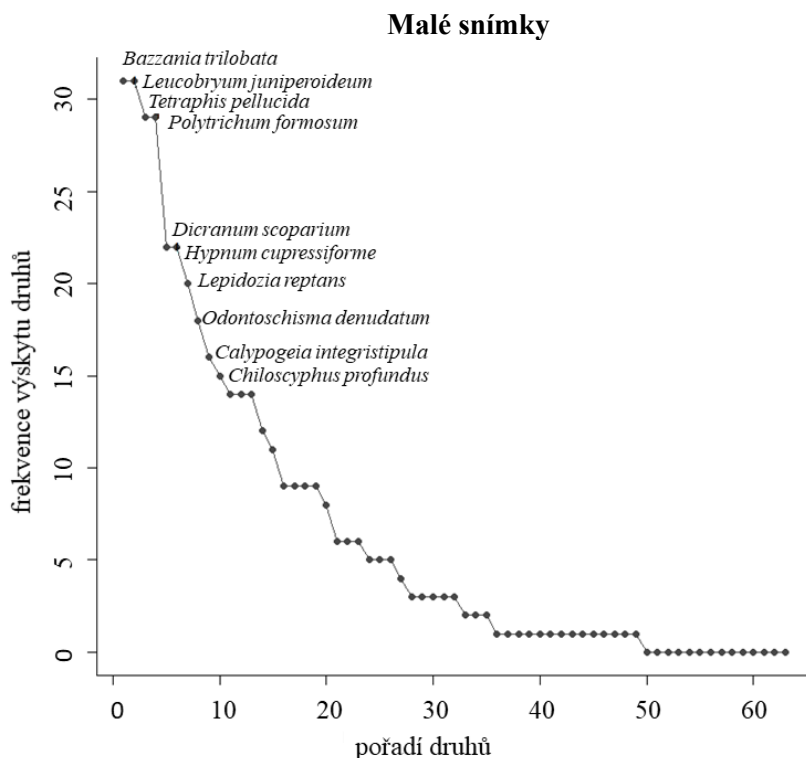


4 druhy, maximum je 20 druhů. Druhy s největší frekvencí výskytu na velkých snímcích jsou *Tetraphis pellucida* (36 ploch), *Bazzania trilobata* (34 ploch) a *Leucobryum juniperoideum* (33 ploch), Obr. 29.

Obr. 29: Frekvence výskytu druhů (na kolika snímcích byl daný druh zaznamenan) na velkých snímcích. Uvedeny názvy prvních deseti nejčastějších druhů. Maximální hodnota na ose x odpovídá celkovému počtu druhů.

Na malých snímcích se s největší frekvencí vyskytovaly druhy *Bazzania trilobata* (31 ploch), *Leucobryum juniperoideum* (31 ploch) a *Tetraphis pellucida* (29 ploch), Obr. 30. Největší pokryvnost jsem u velkých i malých snímků zaznamenala u druhů *Bazzania trilobata*, *Leucobryum juniperoideum* a *Polytrichum formosum*. Čtyři zaznamenané druhy jsou zařazeny na Červeném seznamu mechorostů

ČR (Kučera et al. 2012): v kategorii zranitelné (*vulnerable*, VU) mech *Dicranum majus* (4 plochy) a játrovky *Bazzania flaccida* (1 plocha) a *Syzygiella autumnalis* (1 plocha), v kategorii blízké ohrožení (*lower risk-near threatened*, LR-nt) játrovka *Bazzania tricrenata* (1 plocha). V kategorii neohrožené-zasluhující pozornost (*least concern 'attention list'*, LC-att) jsem zaznamenala 4 játrovky: *Chiloscyphus cuspidatus* (12 ploch), *Odontoschisma denudatum* (29 ploch), *Cephaloziella hampeana*



(1 plocha) a *Riccardia multifida* (1 plocha). Na 12 plochách jsem zaznamenala výskyt invazního mechu *Orthodontium lineare* (Marková 2008). Fotografie některých častých druhů jsou ke shlédnutí na Obr. 31.

Obr. 30: Frekvence výskytu druhů (na kolika snímcích byl daný druh zaznamenán) na malých snímcích. Uvedeny názvy první desítky nejčastějších druhů. Maximální hodnota na ose x odpovídá celkovému počtu druhů.

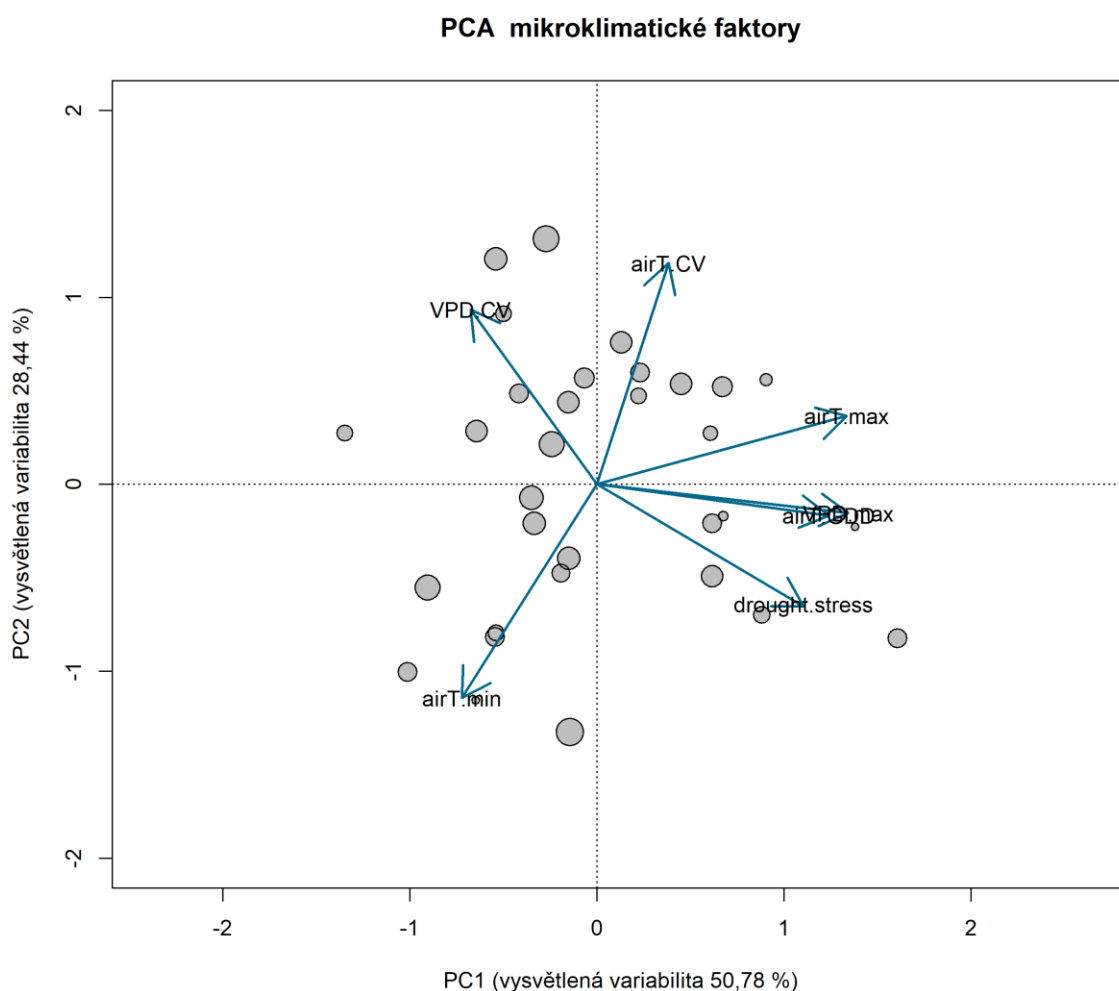


Obr. 31: Typická bryoflóra studované oblasti na příkladu tří běžně zastoupených druhů mechorostů (foto A. Růžičková). A. Játrovka *Odontoschisma denudatum*, vyskytující se často na tlejícím dřevě, na vrcholcích kauloidů zřetelně nápadně světlé shluky gem. B. Játrovka *Bazzania trilobata*, ikonický druh podmáčených smrčin, jeden z druhů s největší pokryvností i frekvencí výskytu na této lokalitě. C. Mech *Polytrichum formosum*.

5.3 Explorace a vizualizace struktury dat

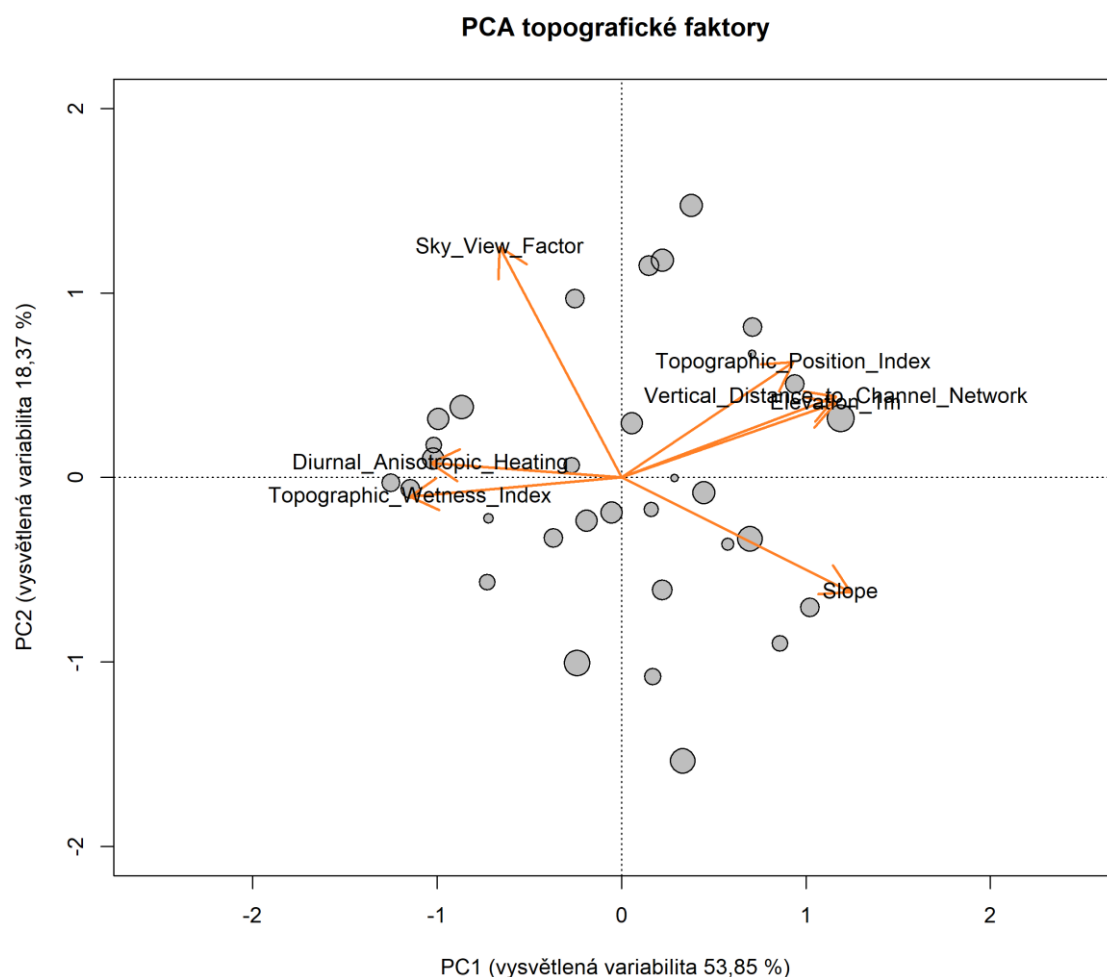
5.3.1 Gradient environmentálních podmínek

Výsledky PCA analýzy mikroklimatických dat ukazuje Obr. 32. První tři osy společně vysvětlí 93,97 % variability mikroklimatických dat, kdy osa PC1 reprezentuje většinu variability dat (50,78 %). V těsném vztahu s PC1 jsou prediktory *VPD.max*, *airT.GDD*, *airT.max* a *drought.stress*, což indikuje jejich významnost v utváření hlavního gradientu v datech. PC1 představuje gradient od chladnějších a vlhčích podmínek (záporné hodnoty skór snímků) po teplejší a sušší podmínky s vyšším evaporačním stresem (kladné hodnoty skór). Tomu odpovídá tendence ke shlukování druhově bohatších snímků v levé části ordinačního diagramu. Proměnné *airT.CV*, *VPD.CV* a *airT.min* korelují spíše s PC2 (vysvětlená variabilita 28,44 %), která dělí snímky podle gradientu stability mikroklimatických podmínek. Snímky mají kladné skóry na straně variabilnějších podmínek a záporné skóry na straně stabilnějších podmínek, reprezentovaných zde nárůstem hodnot proměnné *airT.min* (mikroklimaticky stabilnější dno rokle může v zimě vykazovat vyšší hodnoty minimální T_{air} než okolí) (Wild et al. 2013).



Obr. 32: Výsledky PCA analýzy založené na sedmi mikroklimatických proměnných odvozených z měření na 32 snímcích. Šedé body představují snímky, velikost bodů odpovídá počtu druhů zaznamenaných na velkých snímcích. Zobrazeny první dvě ordinační osy (PC1, PC2). Šipky ukazují směr nárůstu hodnot proměnných, úhel mezi šípkami značí míru korelace mezi proměnnými (menší úhel indikuje větší korelaci).

Výsledky PCA analýzy topografických dat ukazuje Obr. 33. První tři ordinační osy společně vysvětlí 83,10 % variability topografických dat, kdy PC1 reprezentuje většinu variability dat (53,85 %). V těsném vztahu s osou PC1 jsou proměnné *Diurnal_Anisotropic_Heating* a *Topographic_Wetness_Index*. Zobrazíme-li si ale projekci pro PC2 a PC3 (bez obrazové dokumentace), zjistíme, že proměnná *Diurnal_Anisotropic_Heating* koreluje také s PC3 a vyjadřuje jiný gradient v datech než *Topographic_Wetness_Index*. Osa PC1 tak představuje gradient podmínek od potenciálně vlhčích partií (záporné skóry snímků) po sušší podmínky vázané na vyšší partie rokle, zde reprezentované nárůstem proměnných *Topographic_Position_Index*, *Vertical_Distance_to_Channel_Network* a *Elevation_1m* (kladné skóry). Osa PC2 (vysvětlená variabilita 18,37 %) zastupuje gradient podmínek od sevřenějších částí rokle (př. skalní průrvy) na záporném konci po otevřenější a méně svažité partie s vyšším podílem viditelné oblohy na kladném konci gradientu (nárůst proměnné *Sky_View_Factor*, která je negativně korelovaná s proměnnou *Slope*).



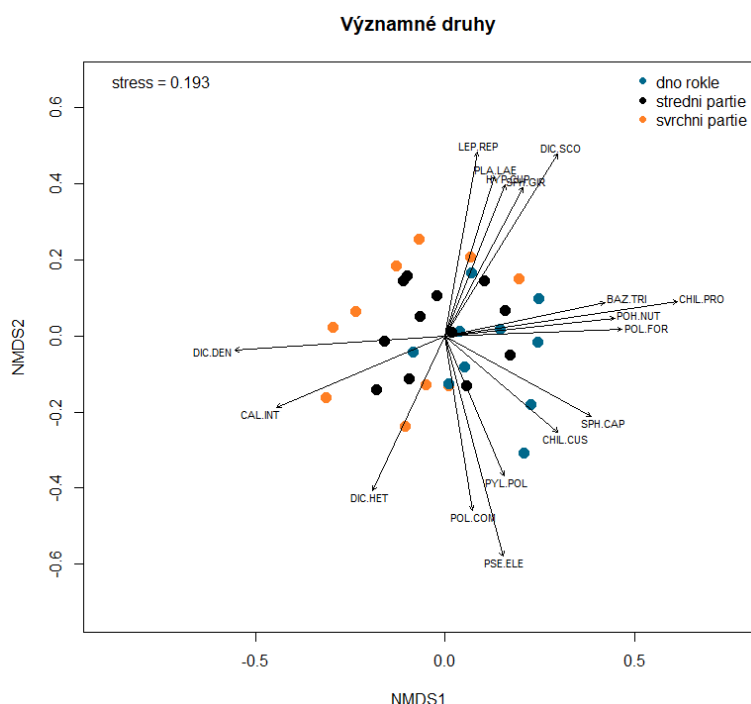
Obr. 33: Výsledky PCA analýzy založené na sedmi topografických proměnných odvozených pro 32 snímků. Šedé body představují snímky, velikost bodů odpovídá počtu druhů zaznamenaných na velkých snímcích. Zobrazeny první dvě ordinační osy (PC1, PC2). Šipky ukazují směr nárůstu hodnot proměnných, úhel mezi šipkami značí míru korelace mezi proměnnými (menší úhel indikuje větší korelaci).

PCA analýzu otevřenosti stanoviště a pokryvnosti pater E1 a E2 jsem kvůli častému výskytu nulových pokryvností neprováděla, mohlo by dojít ke zkreslení výsledků (Legendre & Gallagher 2001). Průměrná CO je $13,15 \% \pm SD 3,17 \%$, minimum je $7,89 \%$, maximum je $20,11 \%$. Vztah CO a druhové bohatosti mechorostů je mírně pozitivní (Spearmanův korelační koeficient pro velké snímky $0,29$, pro malé snímky $0,41$). Průměrná pokryvnost patra E1 je na velkých snímcích 10% (malé snímky $8,22 \%$), minimum je 0% (shodně u malých snímků), maximum je 30% (malé snímky 25%). Průměrná pokryvnost patra E2 je na velkých snímcích $5,22 \%$ (malé snímky $3,44 \%$), minimum je 0% (shodně u malých snímků), maximum je 70% (malé snímky 50%). Druhová bohatost malých i velkých snímků koreluje s pokryvností patra E1 pozitivně (Spearmanův korelační koeficient velké snímky $0,32$, malé snímky $0,32$) i E2 (Spearmanův korelační koeficient velké snímky $0,17$, malé snímky $0,2$).

5.3.2 Gradient druhového složení společenstev mechorostů

K vizualizaci hlavních gradientů v druhovém složení mechorostů jsem použila trojrozměrnou NMDS analýzu (u dvourozměrné NMDS $stress > 0,27$). Na všech grafech (Obr. 34-38) je patrná tendence snímků vytvářet shluky odpovídající rozřazení do kategorií dle výšky nad říční sítí (viz kapitola 4.4.2), nejvýrazněji u snímků ze dna rokle. To znamená, že druhové složení mechorostů je podobnější na snímcích ze stejných částí rokle (největší nepodobnost druhového složení je mezi snímky ze dna a svrchních partií rokle). Hlavní gradient variability podél první NMDS osy lze interpretovat jako přechod od mezofytních společenstev mechorostů v teplejších a sušších svrchních partiích rokle (záporné skóry snímků) po společenstva vázaná na vlhčí a chladnější dno rokle (kladné skóry).

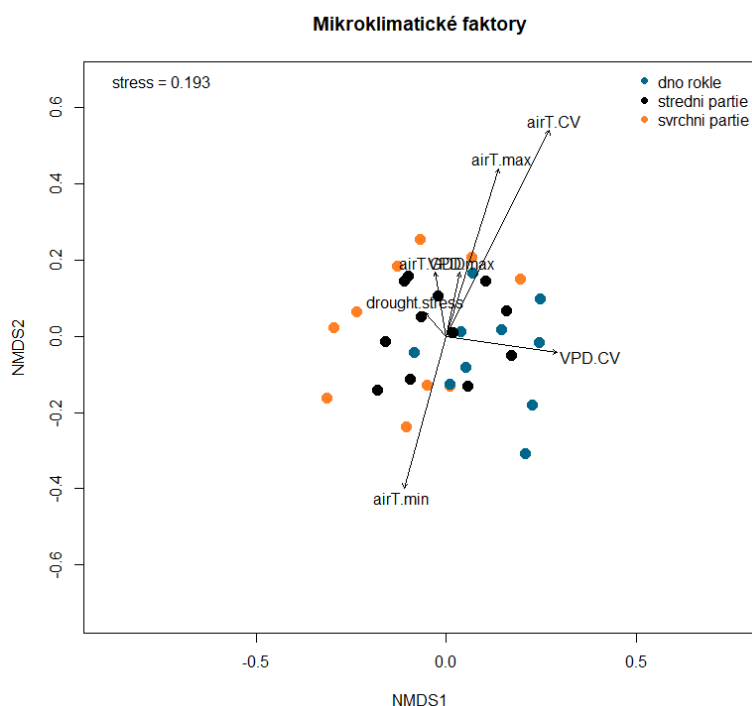
Mezi druhy signifikantně vázané na snímky ze dna rokle patří např. *Bazzania trilobata* ($p = 0,013$), *Chiloscyphus profundus* ($p < 0,001$) nebo *Sphagnum capillifolium* ($p = 0,021$). Mezi druhy signifikantně korelované se snímky ze středních a svrchních partií rokle patří některé typicky mezofytní druhy jako



např. *Plagiothecium laetum* ($p = 0,018$), *Lepidozia reptans* ($p = 0,004$) nebo *Dicranella heteromalla* ($p = 0,017$), viz Obr. 34.

Obr. 34: Ordinační diagram druhového složení společenstev mechorostů z trojrozměrné NMDS analýzy. Jednotlivé body znázorňují velké snímky barevně odlišené do kategorií *dno rokle*, *střední partie*, *svrchní partie*. Zobrazeny jsou pouze významné druhy signifikantně korelované se skóry snímků ($\alpha = 0,05$). Celé názvy druhů viz Tab. P5. Šipky ukazují směr nárůstu výskytu těchto druhů, délka šipek indikuje sílu jejich vztahu ke skórum snímků, úhly mezi šípkami míru těsnosti vzájemného vztahu mezi druhy.

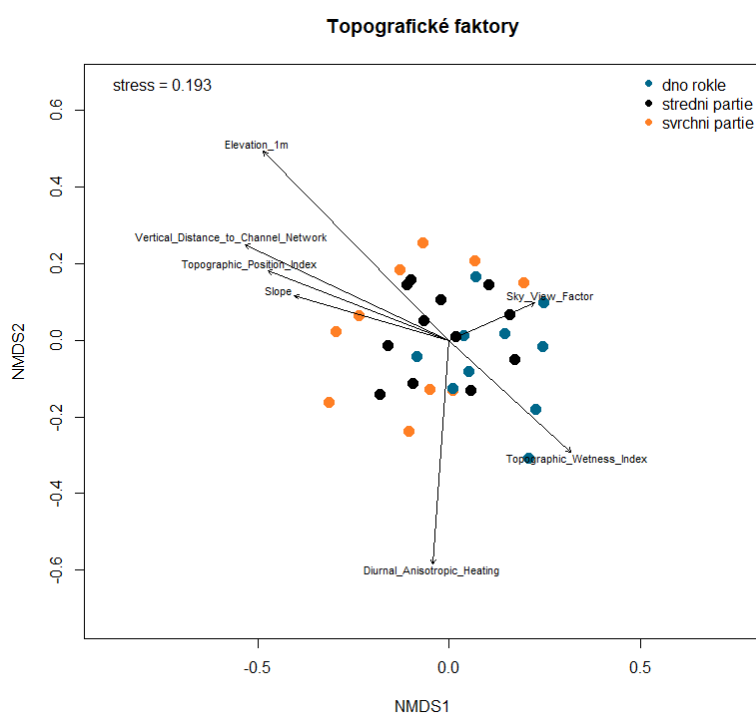
Z grafu projekce mikroklimatických proměnných (Obr. 35) je patrná tendence nárůstu teploty (*airT.max*), jejího kolísání (*airT.CV*) a míry evaporačního stresu (*VPD.max*) u snímků ze středních a svrchních partií rokle. Statisticky významnou korelaci se skóry snímků ale vykazuje pouze proměnná



airT.CV ($p = 0,040$). To indikuje, že druhové složení společenstev mechorostů je podmíněno komplexnějším souborem faktorů a nelze ho dobře podchytit jen lineárním gradientem mikroklimatu.

Obr. 35: Ordinační diagram druhového složení společenstev mechorostů z trojrozměrné NMDS analýzy. Jednotlivé body znázorňují velké snímky barevně odlišené do kategorií *dno rokle*, *střední partie*, *svrchní partie*. Zobrazeno všech sedm mikroklimatických prediktorů. Šipky ukazují směr nárůstu hodnot proměnných, délka šipek indikuje sílu jejich vztahu ke skórum snímků, úhly mezi šipkami míru těsnosti vzájemného vztahu mezi proměnnými.

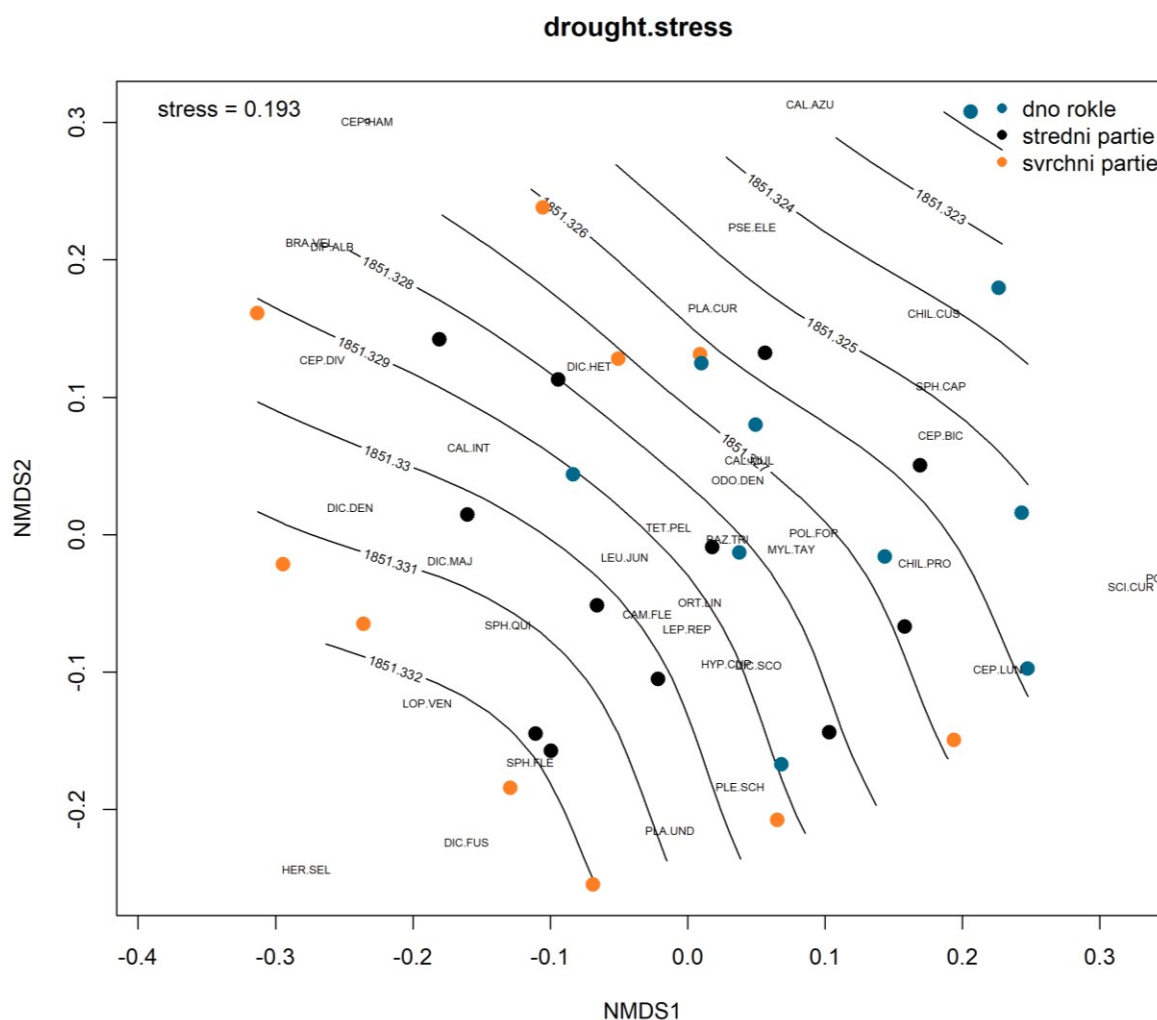
U topografických proměnných (Obr. 36) je korelace se skóry snímků signifikantní u prediktorů *Elevation_1m* ($p = 0,002$), *Vertical_Distance_to_Channel_Network* ($p = 0,011$), *Topographic_Position_Index* ($p = 0,043$) a *Diurnal_Anisotropic_Heating* ($p = 0,009$). Hlavní topografický gradient v druhovém složení lze interpretovat jako přechod od společenstev snímků na dně rokle po společenstva



výše položených exponovanějších částí lokality. Snímky na dně rokle mají vyšší potenciál k akumulaci půdní vlhkosti, faktor *Topographic_Wetness_Index* ale není signifikantně korelovaný se skóry snímků.

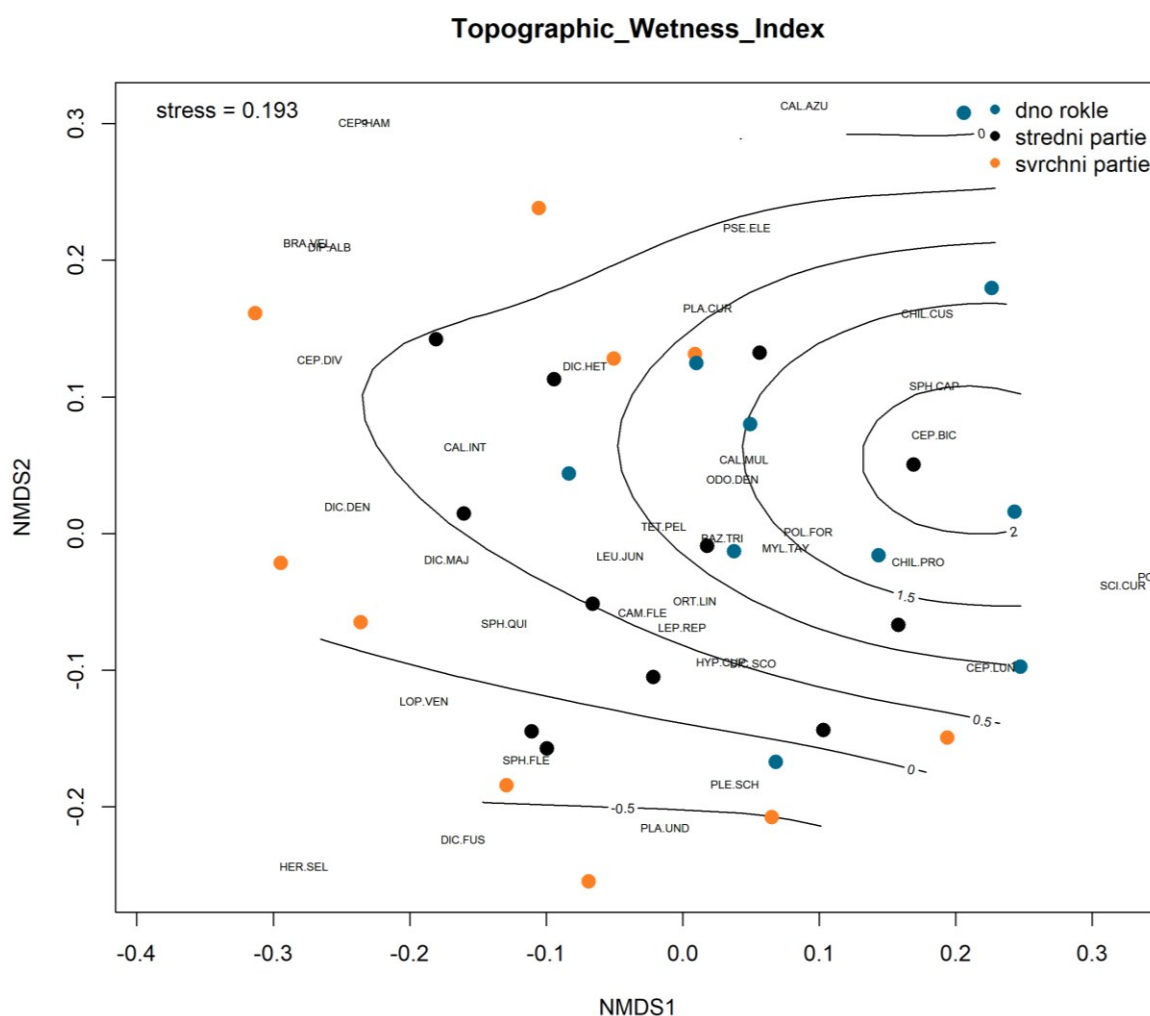
Obr. 36: Ordinační diagram druhového složení společenstev mechorostů z trojrozměrné NMDS analýzy. Jednotlivé body znázorňují velké snímky barevně odlišené do kategorií *dno rokle*, *střední partie*, *svrchní partie*. Zobrazeno všech sedm topografických prediktorů. Šipky ukazují směr nárůstu hodnot proměnných, délka šipek indikuje sílu jejich vztahu ke skórum snímků, úhly mezi šipkami míru těsnosti vzájemného vztahu mezi proměnnými.

Pro detailnější představu o změně druhového složení snímků napříč lokalitou jsem vybrala dva faktory, jejichž nelineární vyhlazené trendy jsem pasivně vynesla do NMDS ordinačního diagramu: *drought.stress* (Obr. 37) s potenciálně přímým efektem na fyziologii mechorostů, a *Topographic_Wetness_Index* (Obr. 38), který dobře vystihuje hlavní gradient podmínek v rokli. Projekce faktoru *drought.stress* na Obr. 37 znázorňuje vyšší evaporační stres na plochách ve svrchnějších partiích rokle než u ploch ze dna rokle. V pravé části biplotu, kde jsou hodnoty evaporačního stresu nízké, se nachází více játrovek než v části levé odpovídající exponovanějším podmínkám. Na pravé straně biplotu se shlukují převážně snímky ze dna rokle a s nimi asociované druhy jako např. játrovky *Cephalozia bicuspidata* a *C. lunulifolia*, *Mylia taylorii* či *Chiloscyphus cuspidatus*. Ve středu a levé části biplotu nalezneme více xero- až mezofytních druhů jako např. *Dicranella heteromalla*, *Orthodontium lineare*, *Brachythecium velutinum* nebo *Dicranum fuscescens*.



Obr. 37: Změny druhového složení společenstev mechorostů na gradientu evaporačního stresu vyjádřeném pomocí prediktoru *drought.stress*. Gradient evaporačního stresu byl do ordinačního diagramu trojrozměrné NMDS analýzy vynesena pasivně pomocí funkce *ordisurf*. Vyšší hodnoty izočar indikují vyšší evaporační stres (resp. delší období s vysokým VPD). Jednotlivé body znázorňují velké snímky barevně odlišené do kategorií *dno rokle*, *střední partie*, *svrchní partie*. Celé názvy druhů viz Tab. P5.

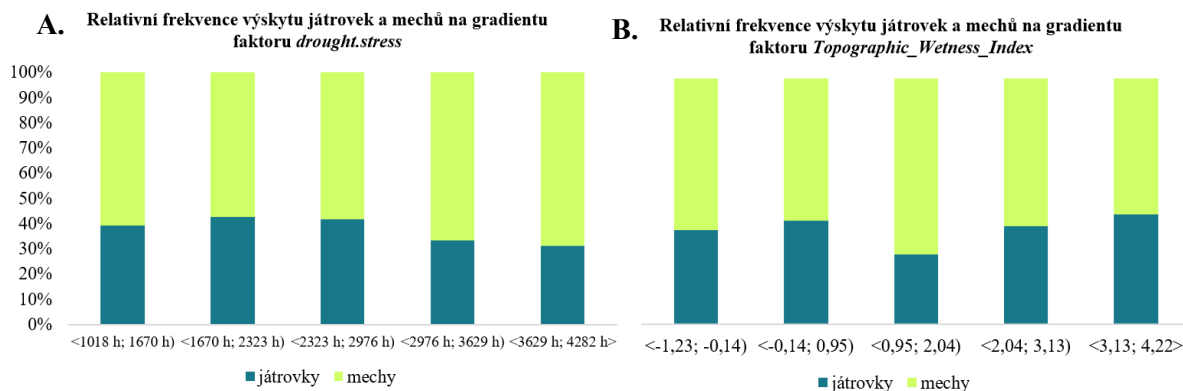
V pravé části ordinačního diagramu s projekcí faktoru *Topographic_Wetness_Index* na Obr. 38, která odpovídá potenciálně nejvlhčím podmínkám, se zřetelně shlukují snímky ze dna rokle. V prostřední části gradientu TWI je převaha snímků ze středních partií a nalevo jsou snímky z nejsvrchnějších partií rokle. V kontextu předešlé projekce proměnné *drought.stress* (Obr. 37) je zřejmé, že gradient TWI je inverzní ke gradientu evaporačního stresu. Tomu odpovídá i výskyt jednotlivých druhů. Kladné skóry mají druhy hygro- až mezofytní, jako např. játrovky *Chiloscyphus profundus* a *Mylia taylorii* či *Calypogeia azurea*. Na záporném konci vlhkostního gradientu v levé části diagramu jsou druhy tolerující méně příznivé vlhkostní poměry jako např. *Dicranella heteromalla* či *Cephaloziella divaricata*.



Obr. 38: Změny druhového složení mechorostů na potenciálním gradientu vlhkosti vyjádřeném pomocí prediktoru *Topographic_Wetness_Index*. Gradient TWI byl do ordinačního diagramu trojrozměrné NMDS analýzy vnesen pasivně pomocí funkce *ordisurf*. Vyšší hodnoty izočar indikují vyšší potenciál k akumulaci vlhkosti. Jednotlivé body znázorňují velké snímky barevně odlišené do kategorií *dno rokle*, *střední partii*, *svrchní partii*. Celé názvy druhů viz Tab. P5.

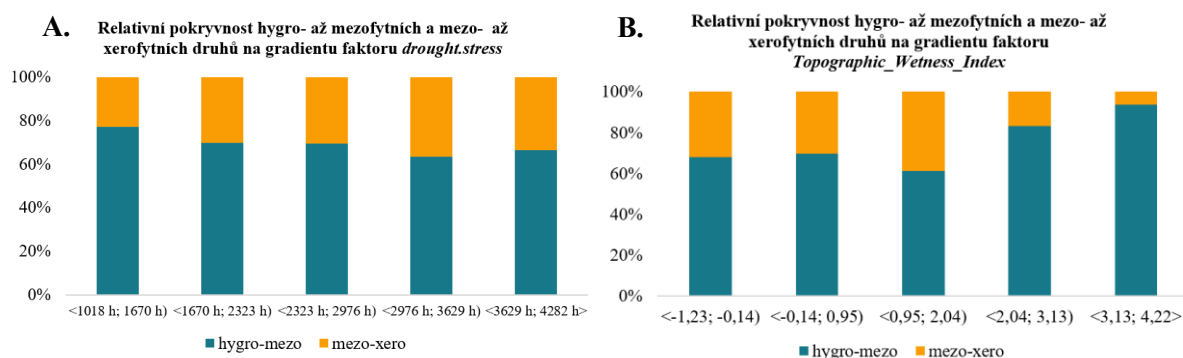
Pro tytéž dva environmentální faktory (*drought.stress*, *Topographic_Wetness_Index*) jsem s cílem vizualizovat, jakým způsobem se změny environmentálních podmínek na lokalitě odrazí na poměru zastoupení mechů a játrovek a na výskytu a pokryvnosti vybraných diagnostických druhů, sestavila sloupčové grafy, které vyjadřují: a) poměr frekvence výskytu játrovek a mechů na gradientu daných

faktorů (Obr. 39), b) poměr pokryvností vybraných hygro- až mezofytních a mezo- až xerofytních mechorostů na gradientu daných faktorů (Obr. 40), c) poměr průměrných pokryvností jednotlivých druhů vybraných do kategorií hygro- až mezofytních a mezo- až xerofytních mechorostů na gradientu daných faktorů (Obr. 41).



Obr. 39: Frekvence výskytu jatrovek a mechů na environmentálním gradientu studované rokli. **A.** Poměr frekvence výskytu jatrovek a mechů na gradientu evaporačního stresu (*drought.stress*). Vyšší hodnoty na ose *x* indikují vyšší míru evaporačního stresu. **B.** Poměr frekvence výskytu jatrovek a mechů na gradientu vlhkosti odhadovaném pomocí faktoru *Topographic_Wetness_Index*. Vyšší hodnoty na ose *x* indikují vyšší potenciál k akumulaci vlhkosti. Pro oba grafy platí, že osa *x* představuje gradient environmentálního faktoru od absolutního minima po absolutní maximum zaznamenané na lokalitě, rozdělený do pěti kategorií se stejnou délkou intervalu, do jednotlivých kategorií tak může spadat různé množství snímků (totéž platí pro Obr. 40-41).

Grafy na Obr. 39 odrážejí celkově vyšší podíl mechů (39 druhů) než jatrovek (23 druhů). Zastoupení jatrovek klesá se zvyšujícím se evaporačním stresem, což naznačuje větší senzitivitu jatrovek než mechů na zvýšený evaporační stres. Poměr jatrovek a mechů na gradientu vlhkosti odhadovaném pomocí TWI je relativně stabilní, výskyt jatrovek ve studované rokli tedy pravděpodobně není limitován nízkými hodnotami vlhkosti.

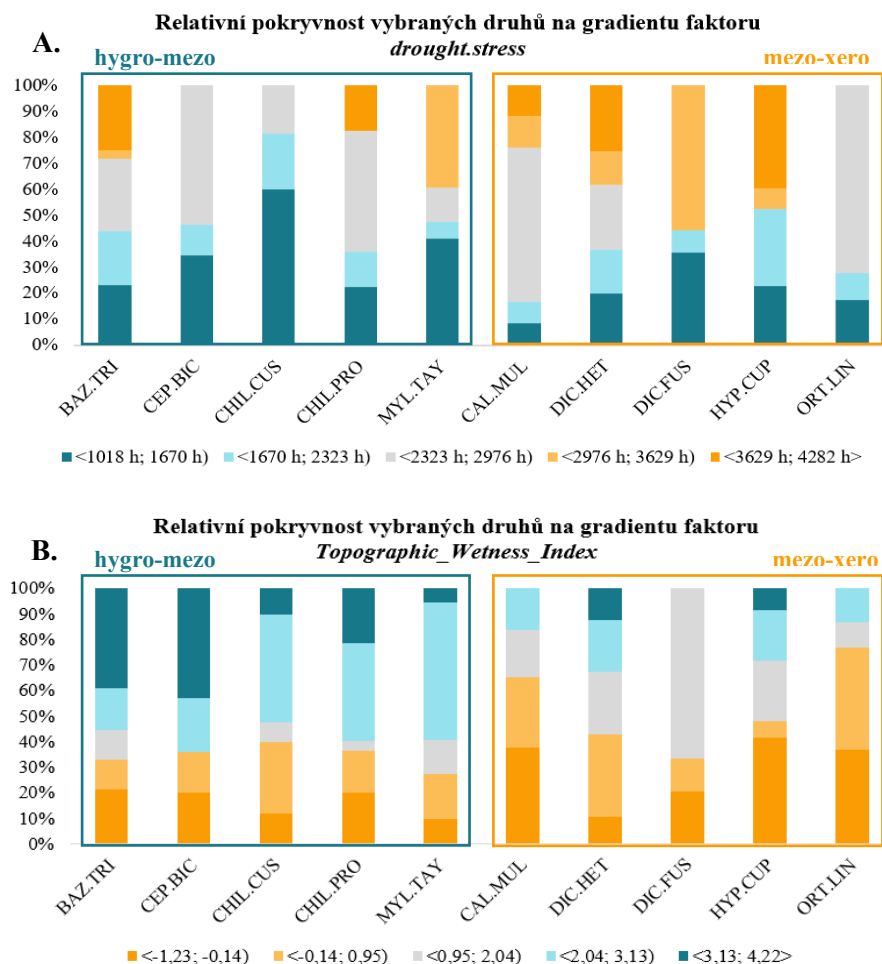


Obr. 40: Poměr pokryvností hygro- až mezofytních a mezo- až xerofytních mechorostů na environmentálním gradientu studované rokli. **A.** Poměr pokryvností hygro- až mezofytních a mezo- až xerofytních mechorostů na gradientu evaporačního stresu (*drought.stress*). Vyšší hodnoty na ose *x* indikují vyšší míru evaporačního stresu. **B.** Poměr pokryvností hygro- až mezofytních a mezo- až xerofytních mechorostů na gradientu vlhkosti odhadovaném pomocí faktoru *Topographic_Wetness_Index*. Vyšší hodnoty na ose *x* indikují vyšší potenciál k akumulaci vlhkosti. Kategorie hygro- až mezofytních a mezo- až xerofytních druhů tvoří v obou případech pět druhů vybraných dle publikace Dierbena (2001), viz Obr. 41.

Grafy na Obr. 40 odrážejí celkově vyšší podíl hygro- až mezofytních druhů svědčící o obecně vlhkém charakteru lokality. Pokryvnost hygro- až mezofytních druhů mechorostů mírně klesá se zvyšující se

mírou evaporačního stresu, ale prudce stoupá se vzrůstajícími hodnotami gradientu TWI, což značí výraznou dominanci hygro- až mezofytních druhů na potenciálně vlhčích snímcích.

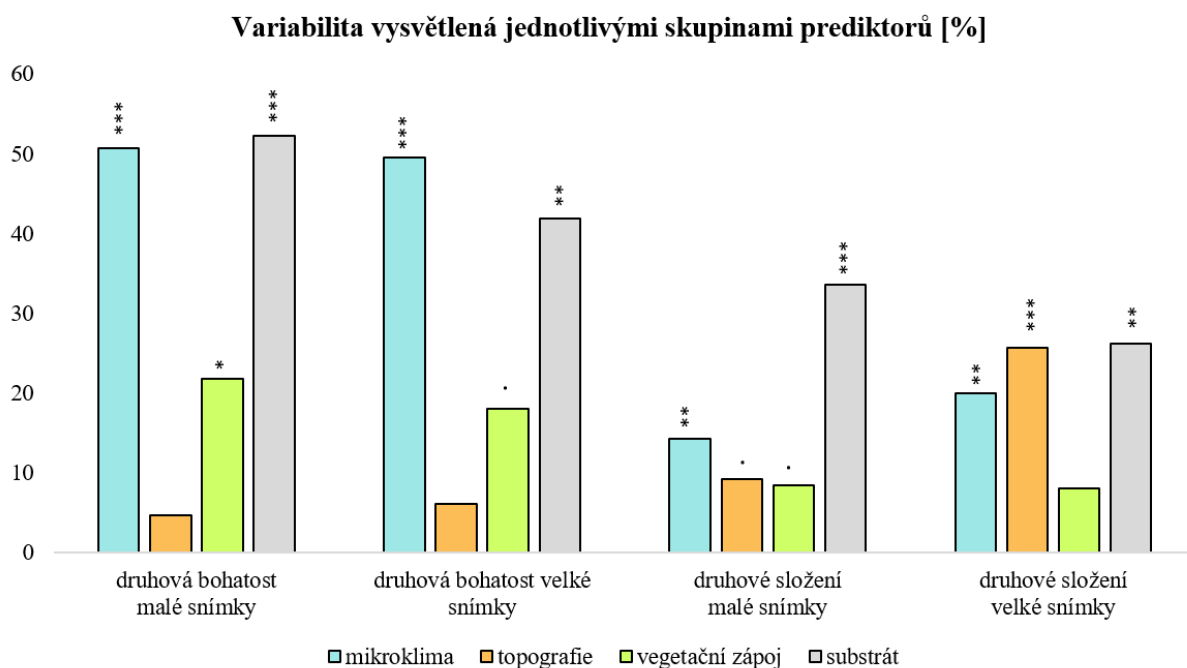
V grafech na Obr. 41 jsou poměry pokryvnosti jednotlivých druhů z kategorií srovnávaných na Obr. 40. Všechny druhy byly zaznamenány minimálně na pěti snímcích, přesto jsou výsledky pouze orientační, protože zde mohou hrát velkou roli stochastické procesy. U obou grafů je zřejmý jasný trend vyšší pokryvnosti hygro- až mezofytních druhů na potenciálně vlhčích snímcích s nižší mírou evaporačního stresu. U mezo- až xerofytních druhů jsem zaznamenala vyšší pokryvnosti i na snímcích s vyšším evaporačním stresem a nižším potenciálem vlhkosti, což svědčí o jejich schopnosti tolerovat méně příznivé podmínky. Z uvedených druhů reaguje na nízké hodnoty TWI a vyšší evaporační stres nejcitlivěji játrovka *Cephalozia bicuspidata*. Druhy *Dicranella heteromalla* a *Hypnum cupressiforme* na gradient evaporačního stresu a TWI příliš nereagují a jsou zřejmě tolerantní k širokému spektru podmínek.



Obr. 41: Relativní průměrná pokryvnost jednotlivých druhů vybraných do kategorií hygro- až mezofytních a mezo- až xerofytních mechorostů na environmentálním gradientu studované rokle. **A.** Relativní průměrná pokryvnost jednotlivých druhů vybraných do kategorií hygro- až mezofytních a mezo- až xerofytních mechorostů na gradientu evaporačního stresu (*drought.stress*). Vyšší hodnoty na ose *x* indikují vyšší míru evaporačního stresu. **B.** Relativní průměrná pokryvnost jednotlivých druhů vybraných do kategorií hygro- až mezofytních a mezo- až xerofytních mechorostů na gradientu vlhkosti odhadovaném pomocí faktoru *Topographic Wetness Index*. Vyšší hodnoty na ose *x* indikují vyšší potenciál k akumulaci vlhkosti. Prvních pět druhů zleva vždy spadá do kategorie hygro- až mezofytních druhů (*Bazzania trilobata*, *Cephalozia bicuspidata*, *Chiloscyphus cuspidatus*, *Chiloscyphus profundus* a *Mylia taylorii*), zbylých pět druhů zprava jsou mezo- až xerofytní druhy (*Calypogeia mulleriana*, *Dicranella heteromalla*, *Dicranum fuscescens*, *Hypnum cupressiforme* a *Orthodontium lineare*).

5.4 Vliv environmentálních prediktorů na druhovou bohatost a složení společenstev mechorostů v závislosti na velikosti prostorové škály

Vliv mikroklimatu neočištěný o vliv substrátu je signifikantní u druhové bohatosti (malé snímky $R^2 = 50,72 \%$, $p < 0,001$; velké snímky $R^2 = 49,50 \%$, $p < 0,001$) i u druhového složení mechorostů (malé snímky $R^2 = 14,37 \%$, $p = 0,001$; velké snímky $R^2 = 19,98 \%$, $p = 0,001$). Topografie neočištěná o vliv substrátu má signifikantní vliv pouze na druhové složení velkých snímků ($R^2 = 25,66 \%$, $p < 0,001$). Vliv vegetačního zápoje (CO a pokryvnost pater E1 a E2) je signifikantní pouze u druhové bohatosti malých snímků ($R^2 = 21,84 \%$, $p = 0,028$). Podstatnou část variability druhové bohatosti (malé snímky $R^2 = 52,32 \%$, $p < 0,001$; velké snímky $R^2 = 41,97 \%$, $p = 0,001$) i složení společenstev mechorostů (malé snímky $R^2 = 33,57 \%$, $p < 0,001$; velké snímky $R^2 = 26,29 \%$, $p = 0,003$) vysvětlí substrát. Dle očekávání se jeho vliv výrazně překrývá s vlivem studovaných environmentálních prediktorů a znemožňuje tak posoudit jejich čistý vliv na změny v druhové bohatosti a druhovém složení (Obr. 42).

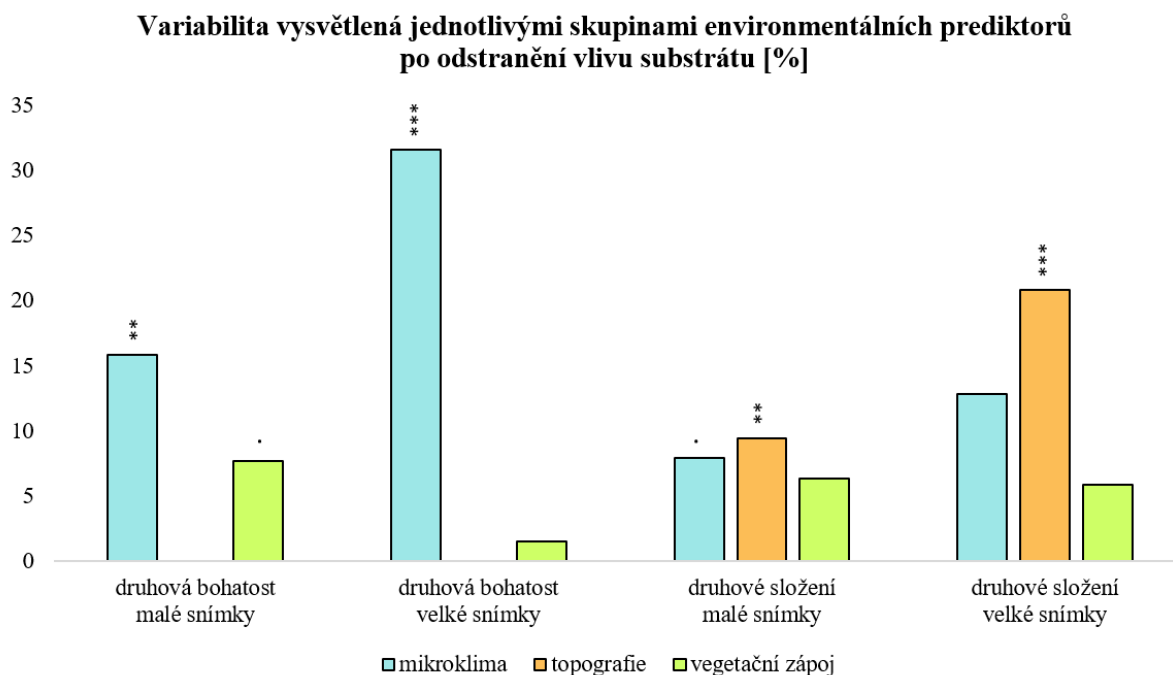


Obr. 42: Variabilita v druhové bohatosti a druhovém složení mechorostů vysvětlená jednotlivými skupinami environmentálních prediktorů vyjádřená pomocí R^2 [%]. Neočištěno o vliv substrátu.

Vysvětlivky: p-hodnota 0 ‘****’, 0,001 ‘***’, 0,01 ‘**’, 0,05 ‘.’ (těsně nad hranici zvolené alfa hladiny).

Po odstranění vlivu substrátu vystoupí výrazný rozdíl mezi působením mikroklimatu a topografie na druhovou bohatost a druhové složení mechorostů (Obr. 43). Čistý vliv mikroklimatu nad rámec substrátu na variabilitu druhové bohatosti malých i velkých snímků je signifikantní a mikroklima očištěné o vliv substrátu vysvětlí značné množství variability v druhové bohatosti (malé snímky $R^2 = 15,83 \%$, $p = 0,006$; velké snímky $R^2 = 31,60 \%$, $p < 0,001$). Čistý vliv mikroklimatu na druhové složení mechorostů není statisticky průkazný, ačkoli i zde mikroklima nad rámec substrátu vysvětlí ne zcela zanedbatelné množství variability v druhovém složení snímků ($R^2_{\text{malé}} = 7,88 \%$, $R^2_{\text{velké}} = 12,87 \%$).

Čistý vliv topografie nad rámec substrátu nemá na variabilitu v druhové bohatosti žádný vliv, ale je signifikantní v případě druhového složení ($p_{\text{malé}} = 0,006$; $p_{\text{velké}} < 0,001$). U malých snímků vysvětlí topografie očištěná o vliv substrátu 9,44 % variability v druhovém složení a u velkých snímků 20,85 % variability v druhovém složení mezi snímky. Nezávislý vliv vegetačního zápoje není po odstranění vlivu substrátu statisticky významný u druhové bohatosti ani u druhového složení mechorostů.



Obr. 43: Variabilita v druhové bohatosti a druhovém složení mechorostů vysvětlená jednotlivými skupinami environmentálních prediktorů po očištění o vliv substrátu vyjádřená pomocí R^2 [%].

Vysvětlivky: p-hodnota 0 ‘****’, 0,001 ‘***’, 0,01 ‘**’, 0,05 ‘.’ (těsně nad hranicí zvolené alfa hladiny).

Konzervativnější přístup k výběru finálních modelů dle Blancheta et al. (2008) by v případě druhové bohatosti malých snímků u mikroklimatických prediktorů vedl k výběru totožného modelu jako při výběru na základě kritéria AIC (Tab. P3). U druhové bohatosti velkých snímků by byl vybrán model s jediným prediktorem, druhým polynomem *airT.max* ($R^2 = 31,96$ %, $p < 0,004$), který vysvětlí o 17,54 % méně variability v závislé proměnné než model vybraný na základě kritéria AIC. U druhového složení velkých snímků by v případě topografie byl vybrán model s prediktory *Elevation_1m*, *Diurnal_Anisotropic_Heating* a *Vertical_Distance_to_Channel_Network* ($R^2 = 32,45$ %, $p < 0,001$), který vysvětlí o 6,79 % více variability v závislé proměnné než finální topografický model vybraný na základě kritéria AIC. V ostatních případech však plné modely environmentálních prediktorů nejsou signifikantní. V takovém případě Blanchet et al. (2008) nedoporučují dále provádět selekci prediktorů, což by zde vedlo k výběru příliš širokých modelů s problematickou interpretací. Proto jsem zvolila liberálnější přístup a finální modely vybrala dle kritéria AIC. Kompletní výstupy modelů druhové bohatosti a druhového složení mechorostů uvádím uceleně v Tab. P6.

V případě mikroklimatu je u druhové bohatosti i druhového složení mechorostů patrný trend v poklesu množství vysvětlené variability závislé proměnné na malých snímcích oproti snímkům velkým (obdobně u druhového složení v případě topografie). U druhové bohatosti malých snímků poklesne množství variability vysvětlené mikroklimatem o 50 % oproti velkým snímkům ($R^2_{\text{malé}} = 15,83 \%$, $R^2_{\text{velké}} = 31,60 \%$). U druhového složení společenstev malých snímků poklesne množství variability vysvětlené mikroklimatem o 39 % oproti velkým snímkům ($R^2_{\text{malé}} = 7,88 \%$, $R^2_{\text{velké}} = 12,87 \%$), ale vliv mikroklimatu na druhové složení mechorostů není signifikantní. Množství variability druhového složení vysvětlené topografií je na malých snímcích o 55 % nižší než na velkých snímcích ($R^2_{\text{malé}} = 9,44 \%$, $R^2_{\text{velké}} = 20,85 \%$).

Vegetační zápoj vykazuje opačný trend (nárůst vysvětlené variability na malých snímcích o 80 % oproti velkým snímkům u druhové bohatosti, o 7 % u druhového složení), ale jeho vliv na druhovou bohatost ani složení společenstev mechorostů není signifikantní.

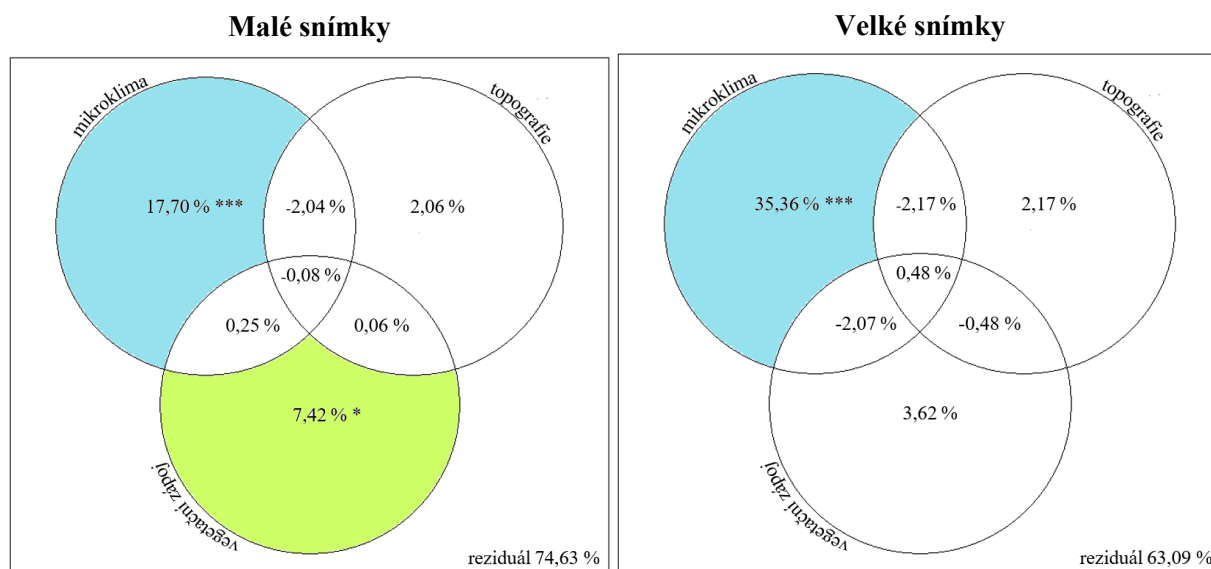
Shrnu-li tyto výsledky, přestože by přísnější postup dle Blancheta et al. (2008) vedl k odlišným výstupům než v případě liberálnějšího přístupu se selekcí modelů na základě kritéria AIC, hlavní sdělení by i při aplikaci této konzervativní metody zůstalo shodné. Mikroklima prokazatelně ovlivňuje druhovou bohatost mechorostů, ale nikoliv druhové složení, kde hraje větší roli topografie. Vliv mikroklimatu na druhovou bohatost a druhové složení mechorostů je výraznější na větší prostorové škále (velké snímky) než na menší prostorové škále (malé snímky).

5.5 Vztah mezi mikroklimatem, topografií a vegetačním zápojem v kontextu vlivu na mechorosty

Výsledky rozkladu variability druhové bohatosti vysvětlené mikroklimatem, topografií a vegetačním zápojem (očištěno o vliv substrátu) ukazuje Obr. 44. Rozklad variability neodhalil žádný významný překryv vlivu jednotlivých skupin prediktorů (méně než 0,5 %). Podíl variability vysvětlený celkově environmentálními prediktory je větší u velkých snímků (36,91 %, včetně substrátu 77, 88 %) než u snímků malých (25,37 %, včetně substrátu 77,69 %). Největší množství variability v druhové bohatosti malých i velkých snímků vysvětlí nezávislý efekt mikroklimatu (malé snímky $R^2 = 17, 70 \%$, $p < 0,001$; velké snímky $R^2 = 35,36 \%$, $p < 0,001$), následovaný nezávislým efektem vegetačního zápoje, jehož vliv je ale signifikantní pouze u malých snímků (malé snímky $R^2 = 7,42 \%$, $p = 0,026$; velké snímky $R^2 = 3,62 \%$, $p = 0,141$). Záporné hodnoty sdíleného efektu některých skupin prediktorů jsou artefakty, které vznikají jako důsledek vnitřní struktury dat a interpretují se jako nulový překryv (Peres-Neto et al. 2006), viz Obr. 44 a 45. Vliv nezávislého efektu topografie na změny druhové bohatosti mezi snímky je minimální ($R^2_{\text{malé}} = 2,06 \%$, $R^2_{\text{velké}} = 2,17 \%$) a nesignifikantní.

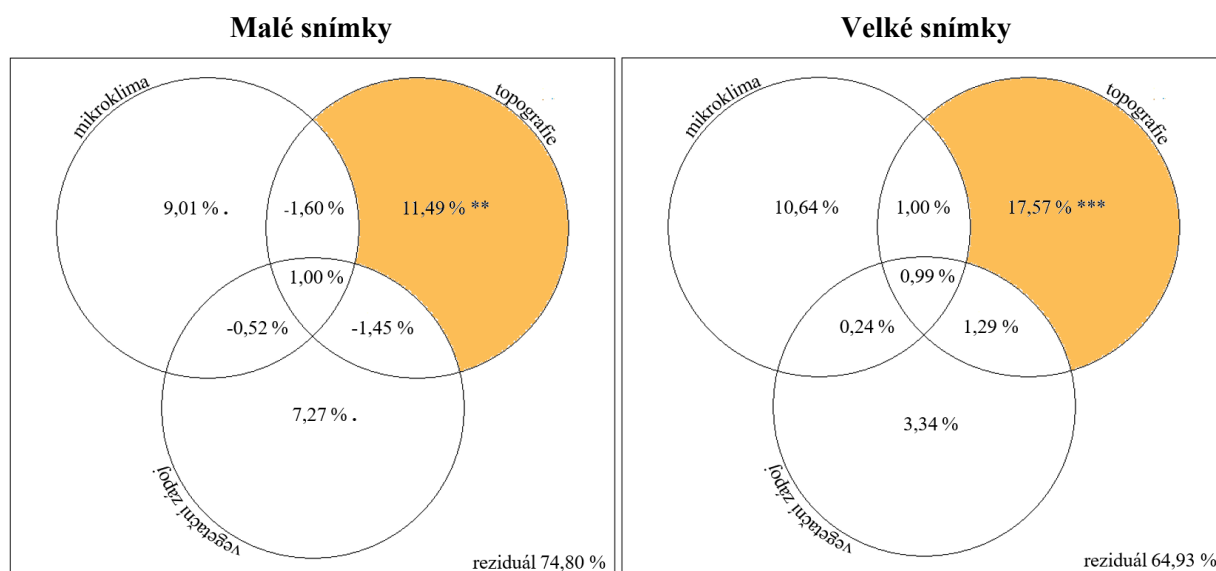
Výsledky rozkladu variability v druhovém složení vysvětlené mikroklimatem, topografií a vegetačním zápojem (očištěno o vliv substrátu) ukazuje Obr. 45. Stejně jako v případě druhové bohatosti, ani zde rozklad variability neodhalil žádný významnější překryv účinků jednotlivých skupin

prediktorů (méně než 1,5 %). Podíl variability vysvětlený celkově environmentálními prediktory je taktéž větší u velkých snímků (35,07 %, včetně substrátu 61,36 %) než u snímků malých (25,20 %, včetně substrátu 58,77 %). Největší množství variability v druhovém složení malých i velkých snímků vysvětlí nezávislý efekt topografie (malé snímky $R^2 = 11,49$ %, $p = 0,002$; velké snímky $R^2 = 17,57$ %, $p < 0,001$) následovaný nezávislým efektem mikroklimatu, jehož vliv ale není signifikantní. Nezávislý efekt vegetačního zápoje na druhové složení není signifikantní.



Obr. 44: Rozklad variability druhové bohatosti mezi tři skupiny environmentálních prediktorů u malých a velkých snímků po očištění o vliv substrátu. Množství vysvětlené variability v druhové bohatosti vyjádřeno pomocí R^2 [%]. Signifikanční frakce jsou vyznačeny barevně (modře mikroklima, zeleně vegetační zápoj).

Vysvětlivky: p-hodnota 0 '****', 0,001 '***', 0,01 '**', 0,05 '.', (těsně nad hranicí zvolené alfa hladiny).



Obr. 45: Rozklad variability druhového složení mezi tři skupiny environmentálních prediktorů u malých a velkých snímků po očištění o vliv substrátu. Množství vysvětlené variability v druhovém složení vyjádřeno pomocí R^2 [%]. Signifikanční frakce jsou vyznačeny barevně (oranžově topografie).

Vysvětlivky: p-hodnota 0 '****', 0,001 '***', 0,01 '**', 0,05 '.', (těsně nad hranicí zvolené alfa hladiny).

Celkově environmentální prediktory vysvětlí srovnatelné množství variability v druhové bohatosti i druhovém složení mechorostů, význam jednotlivých frakcí se ale u druhové bohatosti a složení společenstev mechorostů značně liší. Překryv variability vysvětlené jednotlivými skupinami

environmentálních prediktorů je minimální. Mikroklima přináší podstatnou novou informaci nad rámec topografických údajů odvozených z DTM. Nezávislý vliv vegetačního zápoje je signifikantní pouze u druhové bohatosti malých snímků, celkově je jeho efekt ale minoritní.

5.6 Vliv konkrétních mikroklimatických prediktorů

Výsledky lineárních modelů pro druhovou bohatost a db-RDA pro druhové složení mechorostů pro každý z prediktorů zvlášť uvádím v Tab. 4. Kvůli odlišení čistého vlivu jednotlivých prediktorů od ostatních v rámci skupiny je doplněn také výsledek párového porovnání modelů s konkrétním prediktorem a bez něj pomocí funkce *drop1*.

V případě druhové bohatosti vysvětlí samostatně, bez ohledu na kontext ostatních prediktorů, signifikantně nejvíce variability v druhové bohatosti mezi malými snímky suma teplot dní s průměrnou denní $T_{\text{air}} > 5\text{ }^{\circ}\text{C}$, *airT.GDD* ($R^2 = 35,38\%$, $p < 0,001$). Následovaná je druhým polynomem maximální teploty vzduchu, *airT.max* ($R^2 = 27,54\%$, $p = 0,009$). Dále je signifikantní vliv prediktorů *VPD.CV*, *airT.CV* a *VPD.max*.

U velkých snímků vysvětlí samostatně signifikantně nejvíce variability v druhové bohatosti druhý polynom maximální teploty vzduchu ($R^2 = 31,96\%$, $p = 0,004$), následovaný sumou teplot dní s průměrnou denní $T_{\text{air}} > 5\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($R^2 = 26,76\%$, $p = 0,002$).

Signifikantní vliv na druhové složení malých snímků má samostatně pouze variační koeficient teploty vzduchu, *airT.CV* ($R^2 = 14,37\%$, $p = 0,002$). Variabilitu druhového složení mezi velkými snímky samostatně signifikantně ovlivňuje variační koeficient teploty vzduchu ($R^2 = 11,94\%$, $p = 0,017$), maximální sytostní doplněk vzduchu, *VPD.max* ($R^2 = 8,17\%$, $p = 0,032$) a suma teplot dní s průměrnou denní $T_{\text{air}} > 5\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($R^2 = 7,69\%$, $p = 0,038$).

Výstupy samostatných modelů ovšem mohou být kvůli korelaci prediktorů zkreslené (Obr. 14), a význam prediktorů je proto třeba hodnotit i v kontextu působení ostatních prediktorů. To umožňuje funkce *drop1* (viz kapitola 4.4.6).

Dle výstupů *drop1* mají signifikantní vliv délka trvání evaporačního stresu, *drought.stress* ($p = 0,012$) a minimální teplota vzduchu, *airT.min.* ($p = 0,046$), ale pouze u druhové bohatosti malých snímků. V ostatních případech není relativní význam jednotlivých prediktorů statisticky významný.

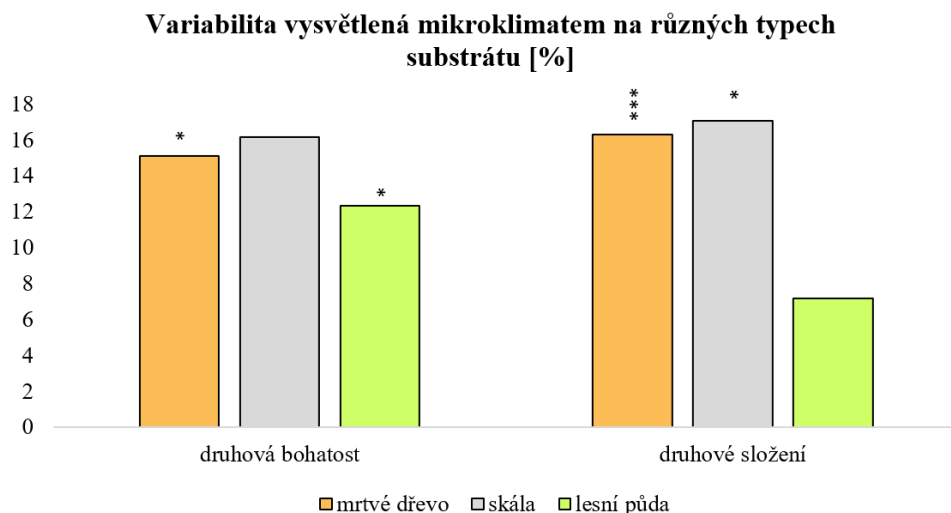
Shrnu-li tyto výsledky, nejvýznamnější vliv na druhovou bohatost mechorostů (na malých i velkých snímcích) mají samostatně prediktory *airT.GDD* a *airT.max*. Druhové složení společenstev mechorostů (na malých i velkých snímcích) samostatně signifikantně ovlivňuje prediktor *airT.CV*. Dle funkce *drop1* vychází signifikantně prediktory *drought.stress* a *airT.min.*, ale pouze v případě druhové bohatosti malých snímků.

| Prediktor | R ² [%] | p | p _{drop1} | AIC _{drop1} |
|--|--------------------|-------------------|--------------------|----------------------|
| Druhová bohatost - malé snímky | | | | |
| 2. polynom <i>VPD.CV</i> | 23,73 | 0,0197 * | 0,0547 . | 69,01 |
| <i>airT.min</i> | 0,19 | 0,8120 | 0,0459 * | 65,19 |
| <i>airT.CV</i> | 14,93 | 0,0289 * | 0,2462 | 61,27 |
| <i>airT.GDD</i> | 35,38 | 0,0003 *** | 0,8242 | 59,34 |
| 2. polynom <i>airT.max</i> | 27,54 | 0,0094 ** | 0,4381 | 59,67 |
| <i>drought.stress</i> | 3,88 | 0,2800 | 0,0122 * | 68,61 |
| <i>VPD.max</i> | 16,99 | 0,0191 * | 0,8196 | 59,35 |
| Druhová bohatost - velké snímky | | | | |
| 2. polynom <i>VPD.CV</i> | 12,73 | 0,1389 | 0,4194 | 84,32 |
| <i>airT.min</i> | 0,80 | 0,6265 | 0,1115 | 87,56 |
| <i>airT.CV</i> | 10,02 | 0,0775 . | 0,3356 | 85,17 |
| <i>airT.GDD</i> | 26,76 | 0,0024 ** | 0,9268 | 83,80 |
| 2. polynom <i>airT.max</i> | 31,96 | 0,0038 ** | 0,2280 | 86,09 |
| <i>drought.stress</i> | 1,62 | 0,4877 | 0,4065 | 84,82 |
| <i>VPD.max</i> | 10,99 | 0,0638 . | 0,7876 | 83,90 |
| Druhové složení - malé snímky | | | | |
| 2. polynom <i>VPD.CV</i> | 11,40 | 0,2661 | 0,6959 | 57,34 |
| <i>airT.min</i> | 10,67 | 0,0556 . | 0,4905 | 58,44 |
| <i>airT.CV</i> | 14,37 | 0,0022 ** | 0,6715 | 58,16 |
| <i>airT.GDD</i> | 4,54 | 0,6427 | 0,8327 | 57,96 |
| 2. polynom <i>airT.max</i> | 14,84 | 0,2177 | 0,6428 | 57,63 |
| <i>drought.stress</i> | 3,71 | 0,6479 | 0,9800 | 57,60 |
| <i>VPD.max</i> | 6,58 | 0,3272 | 0,7049 | 58,22 |
| Druhové složení - velké snímky | | | | |
| 2. polynom <i>VPD.CV</i> | 11,07 | 0,4005 | 0,5925 | 40,54 |
| <i>airT.min</i> | 8,36 | 0,1339 | 0,3125 | 41,89 |
| <i>airT.CV</i> | 11,94 | 0,0172 * | 0,3467 | 41,85 |
| <i>airT.GDD</i> | 7,69 | 0,0381 * | 0,3988 | 41,64 |
| 2. polynom <i>airT.max</i> | 14,21 | 0,0715 . | 0,4777 | 40,80 |
| <i>drought.stress</i> | 2,13 | 0,9246 | 0,7019 | 41,14 |
| <i>VPD.max</i> | 8,17 | 0,0320 * | 0,5352 | 41,32 |

Tab. 4: Vliv jednotlivých mikroklimatických prediktorů na druhovou bohatost a druhové složení společenstev mechorostů. Tučně jsou zvýrazněny všechny signifikantní výsledky. Barevně jsou zvýrazněny prediktory signifikantní zároveň pro malé i velké snímky a *drop1* signifikantní prediktory. Množství variability v druhové bohatosti a druhovém složení mechorostů vysvětlené LM/db-RDA modely jednotlivých prediktorů udává R² [%], statistickou významnost vlivu prediktorů udává sloupec p. Sloupec p_{drop1} vyjadřuje, zda vyřazení daného prediktoru z plného modelu vede ke zhoršení modelu, tj. p_{drop1} < 0,05 značí, že daný prediktor v kontextu ostatních prediktorů průkazně ovlivňuje variabilitu druhové bohatosti či druhového složení. AIC_{drop1} udává hodnotu kritéria AIC po odstranění daného prediktoru z plného modelu. Nízká hodnota AIC_{drop1} indikuje, že vyřazení prediktoru vedlo ke zvýšení parsimonie modelu.

5.7 Vliv mikroklimatu na druhovou bohatost a složení společenstev mechorostů v závislosti na typu substrátu

Vliv mikroklimatu na druhovou bohatost a druhové složení společenstev mechorostů se na různých typech substrátu (mrtvé dřevo, skála, lesní půda) mírně liší (Obr. 46). Největší množství variability v druhovém složení mikroklima vysvětlí na skalním substrátu, jeho vliv na druhovou bohatost ale není signifikantní (druhové složení: R²_{skála} = 17,08 %, p_{skála} = 0,027; druhová bohatost: R²_{L skála} = 16,14 %, p_{skála} = 0,485). Na mrtvém dřevě je efekt mikroklimatu signifikantní pro druhovou bohatost (R²_{L mrtvé dřevo} = 15,10 %, p_{mrtvé dřevo} = 0,014) i druhové složení mechorostů (R²_{mrtvé dřevo} = 16,28 %, p_{mrtvé dřevo} < 0,001). Nejmenší roli hraje mikroklima na lesní půdě, kde signifikantně ovlivňuje pouze druhovou bohatost (R²_{L lesní půda} = 12,35 %, p_{lesní půda} = 0,031), jeho vliv na druhové složení mechorostů je nesignifikantní (R²_{lesní půda} = 7,17 %, p_{lesní půda} = 0,170).



Obr. 46: Variabilita v druhové bohatosti a druhovém složení mechorostů na různých typech substrátu vysvětlená mikroklimatem vyjádřená pomocí R^2_L [%] u druhové bohatosti a R^2 [%] u druhového složení.

Vysvětlivky: p-hodnota 0 '****', 0.001 '***', 0.01 '**', 0.05 '.' (těsně nad hranicí zvolené alfa hladiny).

6. DISKUZE

6.1 Odpověď mechorostů na mikroklima a role dalších environmentálních faktorů

6.1.1 Bryoflóra lokality v kontextu zaznamenaných mikroklimatických podmínek

Průměrná roční teplota vzduchu (1. 1.-31. 12. 2019) ve výšce 10 cm nad zemí odvozená z měření mikroklimatu ve studované rokli je 8,29 °C. Průměrná roční relativní vzdušná vlhkost rokle je 92,23 % a průměrný roční sytostní doplněk vzduchu studované lokality je 0,14 kPa. Naměřený roční průměr teploty vzduchu studované rokle je mírně vyšší než průměrná roční teplota vzduchu uváděná pro oblast Českého Švýcarska, která je 6-8 °C (Tolasz et al. 2007). Výrazně vyšší oproti průměrné roční relativní vzdušné vlhkosti území NPČŠ (75-80 %) a průměrnému ročnímu sytostnímu doplnku vzduchu oblasti parku (0,3-0,4 hPa) jsou pak zaznamenané roční průměry relativní vzdušné vlhkosti a sytostního doplnku vzduchu studované rokle, které odpovídají spíše horským oblastem ČR (Tolasz et al. 2007).

Zaznamenané roční mikroklimatické průměry vychází z dat naměřených v roce 2019, který byl ale teplotně výrazně nadprůměrný – po roce 2018 šlo o druhý nejteplejší rok zaznamenaný od roku 1961 (Výroční zpráva ČHMÚ 2019). To vysvětluje zaznamenaný vysoký roční průměr teploty vzduchu ve studované rokli, který je v rozporu s předpokladem nižších teplot v hlubokých inverzních roklích oproti okolí (Wild et al. 2013). Výsledky mého mikroklimatického měření tak mohou být ovlivněné abnormálními mezoklimatickými podmínkami roku 2019 a dlouhodobé mikroklimatické trendy na studované lokalitě mohou být ve skutečnosti mírně odlišné. Lze také očekávat, že variabilita a rozpětí

denních mikroklimatických charakteristik se bude od měření standardních meteorologických stanic lišit ještě více než celkové roční průměry (Wild et al. 2013).

Sezónní změny mikroklimatu naměřené ve studované rokli jsou výrazné (Obr. 20, 23 a 26) a zaznamenaný roční chod teploty vzduchu, relativní vzdušné vlhkosti a sytostního doplnku vzduchu odpovídá charakteristickému ročnímu průběhu mezoklimatu uváděného pro území ČR – překvapivý se může zdát výskyt nízké relativní vzdušné vlhkosti na jaře, který je ale způsobený rychlým nárůstem teploty vzduchu a charakterem převládajících vzduchových hmot s nízkým obsahem vlhkosti (Tolasz et al. 2007).

Dle mých výsledků je potenciálně nejvíce stresovým obdobím pro mechorosty jaro a léto, kdy jsem shodně s Táberskou et al. (2020) zaznamenala nejvyšší evaporační stres, v létě navíc doprovázený výskytem vysokých teplot vzduchu (Obr. 20 a 26). Během podzimu a zimy je dle mých dat evaporační stres minimální (Obr. 26). Tomu odpovídá období největší aktivity mechorostů (růst, rozmnožování) od pozdního podzimu do brzkého jara (Jansová 2006; Proctor 2004). Pozdní jaro a léto jsou obdobím stagnace mechorostů (Hanslin 1999; Pitkin 1975). Z hlediska vlivu na druhovou bohatost a složení společenstev mechorostů však může být toto období rozhodující (Táborská et al. 2020), protože výskyt a rozšíření mechorostů jsou spíše než rozpětím optimálních podmínek dány prahovými stresovými hodnotami mikroklimatu (Haughian & Burton 2018) a frekvencí a délkou trvání mikroklimatických extrémů (Fenton & Frego 2005).

Stabilně vysoké hodnoty relativní vzdušné vlhkosti ve studované rokli (Obr. 23) neprokazují jen mikroklimatická měření, ale také minimální výskyt mezo- až xerofytních druhů (11 % ze všech zaznamenaných druhů), s výjimkou např. mechů *Dicranum fuscescens*, *D. montanum* nebo *Dicranoweisia cirrata* (Tab. P5) (Dierßen 2001). O těsné vazbě mechorostů na dostupnost vody, kterou zdůrazňuje řada autorů (Batke et al. 2015; Haughian 2018; Karger et al. 2012; Táborská et al. 2020), svědčí ve studované rokli jasně patrný gradient druhové bohatosti a složení společenstev mechorostů od druhově bohatých snímků na vlhkém dně s hojně zastoupenými mechorosty rodu *Sphagnum*, bohatými porosty *Bazzania trilobata* a výskytem velkého množství játrovek po chudší snímky svrchních partií rokly s převahou mezofytních druhů jako *Hypnum cupressiforme* či *Dicranella heteromalla*. Překvapivý byl výskyt některých druhů vázaných spíše na vlhčí podmínky, např. *Dicranum majus*, *Plagiothecium undulatum*, *Sphagnum flexuosum* či *Lophozia ventricosa*, na snímcích, které dle měřeného mikroklimatu a faktorů odvozených z DTM vykazují vyšší míru evaporačního stresu (Obr. 37) a nižší tendenci k akumulaci půdní vlhkosti (Obr. 38). V reálu však může být půdní vlhkost na těchto snímcích vyšší než její odhad na základě TWI, protože může např. docházet k nepredikovatelnému zadržování vody na nepropustných vrstvách pískovce nebo naopak vedení vody porézni strukturou pískovce z jiných partií rokly. Podmínky ve studované rokli jsou navíc celkově velmi vlhké a absolutní gradient relativní vzdušné vlhkosti a sytostního doplnku vzduchu je tak v rokli relativně malý.

Ve shodě s lokální literaturou jsem ve studované rokli zaznamenala převážně druhy vyskytující se dominantně na celém území NPCŠ, jako např. mechy *Tetraphis pellucida*, *Leucobryum juniperoideum*

a *Dicranella heteromalla* či játrovky *Mylia taylorii*, *Calypogeia integristipula* a *Lepidozia reptans*. Hojně jsem nacházela také mechy *Dicranum scoparium*, *Campylopus flexuosus*, *Pseudotaxiphyllum elegans*, *Polytrichum formosum* nebo játrovku *Chiloscyphus cuspidatus* (Marková 2008).

Většina druhů se však vyskytovala s nízkou frekvencí, což je ve shodě s výsledky jiných autorů (Fenton et al. 2003; Humphrey et al. 2002; Man et al. in prep.; Pharo & Vitt 2000). Může to odrážet úzkou ekologickou valenci těchto druhů nebo způsob jejich disperze (Fenton et al. 2003). Nízká frekvence druhů může také souviset s malou velikostí studovaných ploch (Humphrey et al. 2002).

Specifické mikroklima studované inverzní rokli dokládá výskyt řady druhů (sub)atlantského, (sub)boreálního a montánního elementu (Härtel 2007a), jak dokumentují moje herbářové položky uložené ve sbírkách PRC. Velmi častá byla montánní játrovka *Odontoschisma denudatum* (LC-att) (Dierßen 2001). Z druhů (sub)boreálně-montánních jsem ve studované rokli nacházela např. játrovky *Calypogeia azurea* a *C. neesiana* či mechy *Dicranodontium denudatum*, *Rhabdoweisia fugax*, *Sphagnum girgensohnii*, *S. quinquefarium* a *S. fimbriatum* (Marková 2005). Mezi významnější nálezy patří boreální mech *Dicranum majus* (VU) a subboreálně-montánní játrovka *Szyziella autumnalis* (VU) (Kučera et al. 2012). Z druhů (sub)atlantského a (sub)atlantsko-montánního elementu jsem často nacházela např. skalní játrovku *Diplophyllum albicans* nebo mech *Plagiothecium undulatum*. Ze zajímavějších druhů jsem dále zaznamenala montánní játrovky *Bazzania flaccida* (VU) a *B. tricrenata* (LR-nt) (Dierßen 2001; Kučera et al. 2012). Celkově mé nálezy odpovídají druhům uváděným pro oblast NPCŠ (Kučera et al. 2003; Marková 2008).

6.1.2 Rozdílný vliv mikroklimatu a topografie na druhovou bohatost a složení společenstev mechorostů

Environmentální prediktory (mikroklima, topografie a vegetační zápoj) očištěné o vliv substrátu dle mých výsledků společně signifikantně vysvětlí 25 % celkové variability v druhové bohatosti a 25 % celkové variability v druhovém složení mechorostů na malých snímcích. Malé snímky jsou plochou (3,14 m²) lépe srovnatelné s velikostí výzkumných ploch ve studii Mana et al. in prep. (1 m²) s podobným designem (220 ploch v pěti roklích v NPCŠ, dvouleté mikroklimatické měření T_{air}, T_{soil} a půdní vlhkosti), kde mikroklima, topografie a vegetační struktura společně signifikantně vysvětlily 29 % celkové variability v druhové bohatosti a 18 % celkové variability v druhovém složení mechorostů. To přibližně odpovídá mým výsledkům. Menší rozdíly v podílu vysvětlené variability mohou souviset s rozdílným počtem výzkumných ploch nebo výběrem mírně odlišných environmentálních prediktorů.

V případě velkých snímků (12,56 m²) environmentální prediktory v mých datech společně signifikantně vysvětlí 37 % variability v druhové bohatosti a 35 % variability v druhovém složení mechorostů, tedy více než uvádí Man et al. in prep., a to zejména v případě druhového složení. Se zvětšující se plochou snímků klesá míra stochastických procesů (Chase 2014) a díky tomu výrazněji vystupuje vliv environmentálních podmínek na mechorosty (Reed et al. 1993), jak naznačují i mé

výsledky, viz dále. To je pravděpodobně hlavní příčinou většího podílu vysvětlené variability v diverzitě i distribuci mechorostů na velkých snímcích v mých datech oproti výsledkům Mana et al. in prep., které vychází z dat založených na výrazně menších snímcích.

Srovnání mých výsledků se studií Mana et al. in prep. dále ukazuje, že nárůst míry stochastických procesů s poklesem plochy snímku se může výrazněji projevit v případě komplexnějšího složení společenstev než u jednorozměrné druhové bohatosti mechorostů. Dle *species-area relationship* platí, že se snižující se velikostí plochy klesá počet druhů na ploše (Adler et al. 2005) a zároveň v distribuci druhů hraje větší roli náhoda (Burns et al. 2009). To se může snadno projevit nárůstem nepodobnosti druhového složení snímků, kterou nelze vysvětlit vlivem environmentálních podmínek. U druhové bohatosti, kde se ptáme pouze na počet druhů, nikoliv na identitu druhů, se tento jev pravděpodobně projeví méně výrazně.

Na rozdíl od Mana et al. in prep., kteří zaznamenávali pouze půdní vlhkost, měřili Tábořská et al. (2020) shodně se mnou relativní vzdušnou vlhkost. Proto považuji srovnání mých výsledků s prací Tábořské et al. (2020) za užitečné, přestože se zaměřuje pouze na epixylické mechorosty. Mikroklima v práci Tábořské et al. (2020) společně s otevřeností stanoviště (vliv topografie nebyl zohledněn) signifikantně vysvětlilo 13 % celkové variability v druhovém složení mechorostů. To je v rozporu s mými výsledky, podle kterých není společný vliv mikroklimatu a vegetačního zápoje po odečtení nezávislého vlivu topografie na složení společenstev mechorostů signifikantní. Příčinou odlišných výsledků může být vyšší citlivost epixylických společenstev mechorostů vůči mikroklimatu než u terestrických mechorostů (Spitale 2016), které převažovaly v mé práci (detailněji viz kapitoly 5.7 a 6.1.5).

V případě druhové bohatosti mikroklima a CO dle Tábořské et al. (2020) společně signifikantně vysvětlily 25 % celkové variability, což je méně než v mých datech (na mých velkých snímcích 35 %, resp. R^2_{adj} 38 % po odečtení nezávislého vlivu topografie). Nižší podíl vysvětlené variability v druhové bohatosti ve studii Tábořské et al. (2020) oproti mým výsledkům může být způsoben relativně krátkou a nesouvislou dobou měření mikroklimatu (Tab. 1), během které nemusel být dostatečně dobře zachycen celý mikroklimatický gradient sledované lokality.

Dle očekávání moje práce potvrzuje výrazný vliv substrátu na diverzitu i distribuci mechorostů, který se překrývá s vlivem studovaných environmentálních prediktorů (Obr. 42), což se shoduje s výsledky mnoha dalších autorů (Caruso & Rudolphi 2009; Evans et al. 2012; Fenton & Frego 2005; Mills & Macdonald 2004, 2005; Müller et al. 2019; Rambo & Muir 1998). Proto jsem vliv substrátu při analýzách odfiltrovala (Obr. 43) a díky tomu prokázala, že: a) mikroklima v podmínkách studované rokle signifikantně ovlivňuje druhovou bohatost, ale nikoliv druhové složení společenstev mechorostů, b) u druhového složení společenstev mechorostů hraje větší roli topografie, c) efekt mikroklimatu se výrazněji projevuje na velkých snímcích (obdobně v případě topografie u druhového složení snímků).

Signifikantní nezávislý vliv mikroklimatu na variabilitu v druhové bohatosti je dle mých výsledků větší než uvádí Man et al. in prep. (u mých malých snímků činí 70 % z celkově vysvětlené variability

druhové bohatosti environmentálními prediktory po očištění o vliv substrátu vs. 49 % z celkově vysvětlené variability druhové bohatosti environmentálními prediktory v práci mého školitele). Příčinou může být odlišný přístup k měření vlhkosti (ve své práci jsem měřila vzdušnou vlhkost, zatímco Man et al. in prep. měřili půdní vlhkost). Půdní vlhkost a vlhkost vzduchu ve vrstvě těsně nad zemí spolu sice úzce souvisí (Delworth & Manabe 1989), ale v pískovcových oblastech může být tato vazba kvůli velké propustnosti podloží oslabená, hůře předvídatelná a prostorově velmi heterogenní. Je proto možné, že vzdušná vlhkost lépe vystihuje podmínky, kterým jsou mechorosty v terénu ve skutečnosti vystaveny. Navíc schopnost transportu vody z půdy je u mechorostů minimální (Brodribb et al. 2020), vodu přijímají celým povrchem stélky, a vzdušná vlhkost je tak pro ně pravděpodobně ekologicky relevantnější (Graf & Rochefort 2010; Klepper 1963).

Výraznější rozdíl oproti výsledkům Mana et al. in prep. jsem zaznamenala v případě nezávislého vlivu topografie na druhové složení společenstev mechorostů – zatímco dle mých výsledků topografie nezávisle signifikantně vysvětlí 46 % z celkově vysvětlené variability v druhovém složení mechorostů environmentálními prediktory na malých snímcích po očištění o vliv substrátu, nezávislý vliv topografie na složení společenstev mechorostů je v práci mého školitele nesignifikantní. To může být způsobené odlišnostmi při výpočtu topografických prediktorů z DTM (počítala jsem pro menší území) či částečně jiným výběrem topografických prediktorů. Pravděpodobnější ale je, že moje výsledky mohou být ovlivněné tím, že jsou založené na datech z jediné lokality s omezeným topografickým gradientem. Studie Mana et. al in prep., která probíhala na pěti různých lokalitách v NPČŠ, zaznamenala větší gradient topografických podmínek související s delším gradientem mikroklimatu, jehož vliv na druhové složení mechorostů sdílený s topografií se tak mohl projevit výrazněji na úkor nezávislého vlivu topografie. To odpovídá výstupům jiných studií, které shodně se mnou prokázaly signifikantní vliv topografie na složení společenstev mechorostů, předpokládají však (neprováděly měření mikroklimatu), že topografie ovlivňuje mechorosty zprostředkovaně právě skrze mikroklima (Ódor & Van Hees 2004; Oldén et al. 2019). To může vysvětlit pokles nezávislého vlivu topografie v práci Mana et al. in prep. oproti mým datům.

Dle výsledků mé diplomové práce mikroklima vysvětlí až třetinu celkové variability v druhové bohatosti mechorostů na studované lokalitě (Obr. 43). Ve vlhčím a chladnějším mikroklimatu projde přes filtr environmentálních podmínek z lokálního zásobníku druhů (*species pool*) (De Bello et al. 2013; Diaz et al. 1998; Ohlson et al. 1997; Spitale et al. 2020) větší množství druhů, a zvýší se tak celková druhová bohatost (Gignac & Dale 2005; Oishi 2018; Tábořská et al. 2020). Přítomnost „generalistů“ – v kontextu NPČŠ druhů hojných na celém území parku, např. *Tetraphis pellucida* (Marková 2008), běžných mezofytních druhů, např. *Hypnum cupressiforme* či druhů nereagujících na gradient mikroklimatu, např. *Dicranum scoparium* (Tábořská et al. 2020), se obohatí o druhy náročné na mikroklima. Jde zejména o druhy citlivé na desikaci, jakými jsou některé drobné játrovky (Tábořská et al. 2020) nebo druhy vázané na specifické substráty s omezenou kapacitou pufrace výkyvů mikroklimatu, např. mrtvé dřevo (Haughian & Frego 2017; Hylander et al. 2005). Tyto substráty jsou

pro mechorosty obyvatelné pouze ve vlhčích a stabilnějších mikroklimatických podmínkách (Gignac & Dale 2005; Haughian & Frego 2017; Spitale 2016), kdy na nich potom diverzita vůči jiným substrátům disproporčně prudce stoupá (Cole et al. 2008).

Ptáme-li se na nepodobnost druhového složení mechorostů mezi snímky, je interpretace náročnější. Dle mých výsledků lze až pětinu celkové variability ve složení společenstev mechorostů na studované lokalitě vysvětlit topografií (vliv mikroklimatu není signifikantní), viz Obr. 43. Domnívám se, že zde, na rozdíl od druhové bohatosti, mohou hrát významnější roli druhově specifické procesy spojené s disperzí (př. klonální růst, velikost a způsob šíření rozmnožovacích propagulí, nároky rozmnožovacích propagulí na uchycení), o kterých ale u mechorostů víme obecně velmi málo (Barbé et al. 2016; Fenton & Frego 2005).

Økland et al. (2003) pozorovali, že společenstva mechorostů na odlišných lokalitách v rámci 4 km² velké oblasti v Norsku se stejnými podmínkami jsou si nepodobnější než společenstva z totožné lokality, a to více než u cévnatých rostlin. To odporuje předpokladu, že cévnaté rostliny mají vzhledem k charakteru diaspor nižší schopnost disperze na dlouhé vzdálenosti než mechorosty (Horsák et al. 2012), a indikuje, že geografická vzdálenost může na malých prostorových a časových škálách limitovat disperzi mechorostů více než u cévnatých rostlin, čímž se projeví jako významnější faktor než environmentální podmínky (Økland et al. 2003). Souvisí to s tím, že na krátké vzdálenosti (desítky cm až m) se většina druhů mechorostů rozmnožuje hlavně pomocí vegetativních propagulí (Kimmerer 1994; Löbel & Rydin 2010; McDaniel & Miller 2000; Pasiche-Lisboa et al. 2019) nebo klonálním růstem (Økland 1995). Šance na uchycení pohlavních spor, které mají potenciál šířit se na větší vzdálenosti (Hutsemekers et al. 2008), je v krátkodobém horizontu nízká, zvláště na lokalitách s dobře vyvinutým mechovým patrem (Miles & Longton 1992; Økland 1995). Větší roli tak hraje vegetativní rozmnožování (př. úlomky stélky, gemy), které ale funguje jen na krátké vzdálenosti, a proto jsou si geograficky bližší snímky druhovým složením mechorostů podobnější.

V extrémně členitém prostředí studované rokle nemusí limit pro disperzi představovat geografická vzdálenost (Mandl et al. 2009; Økland et al. 2003), ale morfologie terénu. Topografické vlastnosti související s pohybem či akumulací materiálů a vody v terénu či chodem vzdušných proudů podmíněným reliéfem mohou mít vliv na transport rozmnožovacích propagulí a nepřímo ovlivňovat druhové složení společenstev mechorostů. Snímky v jednom svahu si mohou být kvůli snazšímu transportu rozmnožovacích propagulí po gravitačním spádu (např. spolu s vodou) druhově podobnější. Na druhou stranu svažitéjší snímky mohou být častěji disturbované (např. sesuvy nestabilní půdy způsobené průchodem zvěře, gravitačním pohybem mrtvé dřevní hmoty, řícením skalních částí), což může zvyšovat šanci na uchycení nových druhů na obnažené půdě a vést naopak k větší nepodobnosti v druhovém složení. Podobně snímky ve svrchnějších partiích rokle, kam zasahuje regionální vzdušné proudění (Geiger et al. 2009), mohou mít větší dotaci spor z širšího okolí, což může zvýšit pravděpodobnost kolonizace novými druhy a zvýšit nepodobnost mezi snímky ze dna a vrcholu rokle. Výrazná druhová podobnost snímků ze dna rokle, které při ordinaci druhového složení vytvářely

zřetelný klastř (Obr. 36) lze vysvětlit také tak, že topografický vlhkostní index (TWI) zde mohl lépe než mikroklima podchytit potenciál k akumulaci vlhkosti v půdě, což může být pro některé hygromorfy mechanorosty vázané na tato společenstva důležité (Stewart & Mallik 2006).

Předpokládám ale, že i v případě druhového složení hraje mikroklima svoji roli. Frego & Carleton (1995) sice ve shodě s mými výsledky nepotvrdili signifikantní souvislost mezi výskytem vybraných lesních druhů mechanorostů a mikroklimatem, ale Man et al. in prep. tento výsledek vyvrací. Také z výsledků dalších studií jasně vyplývá, že mikroklima druhovou skladbu společenstev mechanorostů ovlivňuje (Kraichak 2014; Mandl et al. 2009; Niittynen et al. 2019; Raabe et al. 2010; Sporn et al. 2009; Táborská et al. 2020), a to už na úrovni kolonizace, kdy zásadním způsobem ovlivňuje šíření a klíčení spor a uchycení vegetativních propagulí (Barbé et al. 2017; Rydin 1986; Södeström 1982). I v mých datech je mikroklimatický signál zřejmý (neprůkazně vysvětlí až desetinu celkové variability v druhovém složení), pro extrémní komplexnost interakcí mezi složením společenstev mechanorostů a environmentálními podmínkami (Vellend et al. 2014) se ale vliv mikroklimatu při daném počtu pozorování neprokával.

Z porovnání efektu mikroklimatu na malých a velkých snímcích v mých datech vyplývá, že mikroklima vysvětlí až dvojnásobně více variability v druhové bohatosti i složení společenstev na velkých snímcích (Obr. 43). Pravděpodobným vysvětlením je již zmiňovaná větší role stochastických procesů na menších snímcích (Chase 2014; Otýpková & Chytrý 2006; Reed et al. 1993). Ve shodě se SAR klesá se zmenšující se plochou snímku počet druhů (Adler et al. 2005), na menší ploše tak lze hůře „zachytit reprezentativní vzorek druhů“ (vyšší podíl náhody v distribuci druhů), což vede ke zhoršení predikce počtu druhů (*small-island effect*) (Burns et al. 2009).

Reziduální variabilitu v druhové bohatosti a druhovém složení mechanorostů nevysvětlenou mikroklimatem, topografií, otevřeností stanoviště, pokryvností vegetace ani substrátem přičítám historii lokality (ve smyslu kolonizačních událostí) (Frego & Carleton 1995; Økland et al. 2003), stochastickým procesům (Frego & Carleton 1995; Pharo & Vitt 2000; Vellend et al. 2014) a celkově extrémní komplexnosti ekologických procesů (Dahlberg et al. 2014; Kovács et al. 2017). Reziduální variabilita může také souviset s biotickými interakcemi mezi mechanorosty, např. konkurencí (Frego & Carleton 1995).

Shrnu-li své výsledky, domnívám se, že variabilita druhové bohatosti mechanorostů na studované lokalitě je ovlivněna gradientem environmentálních podmínek, mezi kterými hraje mikroklima klíčovou roli (signifikantní nezávislý efekt mikroklimatu až 96 % z celkově vysvětlené variability environmentálními prediktory po odfiltrování vlivu substrátu). V případě druhového složení předpokládám větší roli procesů spojených s disperzí, které mohou být nepřímo ovlivňovány topografií. Topografie u druhového složení vysvětluje větší množství variability (signifikantní nezávislý efekt topografie až 50 % z celkově vysvětlené variability environmentálními prediktory po odfiltrování vlivu substrátu) než mikroklima, jehož vliv na druhové složení mechanorostů není signifikantní. Vliv

mikroklimatu na mechorosty je významnější na větší (v kontextu studovaných organismů) prostorové škále, kde je menší míra stochastických procesů (Chase 2014).

6.1.3 Překryv vlivu mikroklimatu a topografie na mechorosty a role vegetačního zápoje

Mikroklima v podmínkách studované rokle vysvětlí nezávisle na ostatních skupinách prediktorů velké množství variability v druhové bohatosti mechorostů a po očištění o vliv substrátu přináší podstatnou informaci nad rámec informací získaných z topografie (a vegetačního zápoje), viz Obr. 44. Topografie se významným způsobem podílí na utváření specifického mikroklimatu (Dobrowski et al. 2009; Geiger et al. 2009; Sonnleitner et al. 2009), a dalo by se tak očekávat, že vliv mikroklimatu a topografie na druhovou bohatost mechorostů bude vzájemně provázaný. Navzdory tomu jsem nezaznamenala žádný sdílený vliv mikroklimatu a topografie na variabilitu v druhové bohatosti mechorostů (Obr. 44). Podobně i sdílený efekt mikroklimatu a topografie na druhové složení společenstev mechorostů byl minimální (< 3 % z celkově vysvětlené variability po očištění o vliv substrátu, pouze u velkých snímků), viz Obr. 45.

Pozorovaný trend může být částečně způsobený nesouladem mezi velikostí snímků a rozlišením DTM – hodnotu topografického prediktoru (velikost buňky 1 m) odvozujeme pro souřadnice dataloggeru, ale vztahujeme ji k celé ploše snímku (3,14 m² a 12,56 m²). Pokud je snímek hodně členitý (např. v ploše snímku různě orientované skalní stěny), může se hodnota topografického prediktoru na ploše snímku ve skutečnosti lišit více než mikroklima. Nabízí se použití zonální statistiky pro výpočet průměrů topografických prediktorů přesně pro plochu snímku (Sonwalkar et al. 2010). Domnívám se však, že toto řešení by vzhledem k detailní prostorové škále této diplomové práce a velké mikrotopografické heterogenitě studované lokality nevedlo k zásadnímu zlepšení výsledků. Minimální překryv vlivu mikroklimatu a topografie na druhovou bohatost mechorostů pozorovala ve shodě s mými výsledky také studie Mana et al. in prep. Na rozdíl od mé diplomové práce zde však autoři zaznamenali větší sdílený efekt mikroklimatu a topografie na složení společenstev mechorostů (23 % z celkově vysvětlené variability) (Man et al. in prep.). Příčinou může být již diskutovaný větší počet pozorování z různých lokalit, který zachytí větší variabilitu topografických (a na ně vázaných mikroklimatických) podmínek a jejich větší absolutní gradient, což může vést k většímu zaznamenanému překryvu efektu mikroklimatu a topografie na mechorosty.

V lesních biotopech je mikroklima kromě topografie významně ovlivňováno také vegetací (Chen et al. 1993; Renaud et al. 2011; Zellweger et al. 2015). Sdílený efekt mikroklimatu a vegetačního zápoje (CO, pokryvnost pater E1 a E2) na variabilitu druhové bohatosti i druhového složení mechorostů je ale u mých dat minimální (Obr. 44 a 45), podobně jako v práci Mana et al. in prep. Kromě vegetačního zápoje (Nowińska 2010; Zellweger et al. 2015, 2019a) je mikroklima v lese ovlivňováno i stářím vegetace (Frey et al. 2016), strukturou porostu (Kovács et al. 2017) nebo druhovým složením (např. jehličnaté lesy pufrují mikroklimatické extrémů lépe než lesy smíšené) (Barbé et al. 2020). Tyto faktory jsem nezohlednila, protože vegetace napříč studovanou lokalitou je velmi homogenní,

s naprostou převahou *Picea abies* ve stromovém patře. Nepředpokládala jsem proto, že by tyto faktory mohly mít vliv na diverzitu a složení společenstev mechorostů v rámci studované rokle. Zastoupení jiných dřevin (např. *Fagus sylvatica*, *Pinus sylvestris*, *P. strobus*, *Betula pendula*) je minimální. Proto by ani další údaje o vegetaci nejspíše nepřispěly k většímu podílu vysvětlené variability.

Nezávislý efekt otevřenosti stanoviště a pokryvnosti pater E1 a E2 vyjadřuje dostupnost světla na lokalitě. Lesní mechorosty jsou na nízké hladiny osvětlení adaptované (Marschall & Proctor 2004), ale v prostředí studované rokle s malou otevřeností stanovišť podmíněnou morfologií terénu (vysoké kolmé pískovcové stěny, úzké skalní průrvy, průměrná sklonitost terénu 32,54°) a hustým zápojem korunového patra (CO průměrně 13,15 %) může být dostupnost světla limitující (Rambo & Muir 1998). Tomu napovídá i mnou pozorovaná mírně pozitivní korelace vegetačního zápoje a druhové bohatosti mechorostů. Dle mých výsledků je vegetační zápoj nezávislým signifikantním prediktorem druhové bohatosti mechorostů, ale pouze u malých snímků, kde vysvětlí 7 % variability (resp. 29 % z celkově vysvětlené variability po očištění o vliv substrátu) (Obr. 44). Kladný efekt dostupnosti světla na pokryvnost mechorostů pozorovali Rambo & Muir (1998), ale přímý vliv světla na druhovou bohatost mechorostů stejně jako jiní autoři neprokázali (Aragón et al. 2015; Man et al. in prep., Tinya et al. 2009).

Na rozdíl od druhové bohatosti (pouze na malých snímcích) jsem v mých datech nezávislý vliv vegetačního zápoje na variabilitu druhového složení mechorostů neprokázala. Porovnání s jinými autory komplikuje fakt, že reakce mechorostů na dostupnost světla se liší v závislosti na typu společenstva (Tinya et al. 2009). V mé práci převažovaly terestrické mechorosty, u kterých dle studií Márialigetiové et al. (2009) a Tinyaové et al. (2009) dostupnost světla složení společenstev průkazně ovlivňuje, což je v rozporu s mými výsledky. Naopak ve shodě s mými výsledky je práce Nowińskiej (2010). Ve studii Tábořské et al. (2020), která je designem srovnatelná s touto diplomovou prací, rozdíly v CO vysvětlily signifikantně 3,24 % variability druhového složení epixylických mechorostů. To je však v rozporu s výsledky jiných autorů, kteří signifikantní odpověď na dostupnost světla u epixylických (Tinya et al. 2009), podobně jako u epifytických společenstev (Ódor et al. 2014), nepozorovali. Reakce mechorostů na dostupnost světla se tedy napříč různými studiemi značně liší, což může souviset s rozdílnou heterogenitou světelných podmínek na různých lokalitách.

6.1.4 Významné mikroklimatické prediktory

Až dosud jsem pracovala s vlivem mikroklimatu jako celku, vždy zastoupeného určitým výběrem mikroklimatických prediktorů (Tab. P3). Logicky se proto nabízí otázka, které konkrétní prediktory hrají v odpovědi druhové bohatosti a složení společenstev mechorostů největší roli.

To, jaké mikroklimatické prediktory budou ve vztahu k mechorostům vystupovat jako nejdůležitější, je *a priori* ovlivněné výběrem prediktorů. Pro lepší srovnatelnost výsledků jsem po vzoru podobných studií z mírného podnebného pásu (Fenton & Frego 2005; Man et al. in prep., Tábořská et al. 2020)

preferovala celkové mikroklimatické charakteristiky, zatímco řada studií z tropů pracuje s průměry denních mikroklimatických charakteristik (Karger et al. 2012; Sonnleitner et al. 2009; Sporn et al. 2009).

Neuvažujeme-li spolupůsobení ostatních mikroklimatických prediktorů, dle mých výsledků má největší vliv na druhovou bohatost mechorostů teplota vyjádřená pomocí prediktorů *airT.GDD* a *airT.max* (Tab. 4). Predikovaný tvar závislosti druhové bohatosti na *airT.GDD* a *airT.max* (Obr. P3) je ve shodě s experimenty z kontrolovaných podmínek, dle jejichž výsledků jsou růst a fotosyntéza mechorostů limitovány vysokými teplotami (Dilks & Proctor 1975; Furness & Grime 1982a). Furness & Grime (1982) zjistili, že optimální teplota pro růst mechorostů je cca 15-25 °C. Fotosyntetické teplotní optimum je pro většinu mechorostů, v závislosti na intenzitě osvětlení (vyšší při větší intenzitě osvětlení), cca 25-30 °C (Dilks & Proctor 1975). Při nízké T_{air} rychlost fotosyntézy rychle stoupá se zvyšující se T_{air} , kolem 15-20 °C se však křivka začíná oplošťovat a po dosažení optima prudce klesá. To vytváří charakteristickou polynomiální závislost rychlosti fotosyntézy na teplotě (Obr. 1). Dle mých dat dochází k poklesu druhové bohatosti na snímcích při *airT.max* (vyjádřené jako 95. percentil) kolem 19 °C (Obr. P3), což koresponduje s fakty uvedenými výše. Pokles druhové bohatosti v reakci na *in situ* naměřené vysoké T_{air} shodně pozorovali Fentonová & Fregová (2005) a Sporn et al. (2010). Negativní odpověď mechorostů na vysokou T_{air} potvrzuje i řada dalších ekologických bryologických studií (Dahlberg et al. 2014; Greiser et al. 2020; Karger et al. 2012; Toivonen et al. 2017).

V případě druhového složení společenstev mechorostů má samostatně nejvýznamnější vliv kolísání teplotních podmínek vyjádřené prediktorem *airT.CV* (Tab. 4). Vliv kolísání mikroklimatických podmínek na variabilitu druhového složení mechorostů obecně dokumentuje několik studií z mediteránu a tropů (Aragón et al. 2015; Kraichak 2014; Mandl et al. 2009; Sporn et al. 2009). Shodují se, že s nárůstem kolísání mikroklimatických podmínek se zvyšuje nepodobnost společenstev mechorostů. Z mírného podnebného pásu jsou k dispozici pouze práce, které hovoří o efektu kolísání mikroklimatu na společenstva mechorostů nepřímým, v souvislosti s reakcí mechorostů na zmenšení korunového zápoje např. v důsledku těžby dřeva (Arseneault et al. 2012) nebo jako jednu z příčin tzv. okrajového efektu, *edge effect* (Luczaj & Sadowska 1997). S řidnoucím korunovým zápojem se snižuje schopnost lesa pufrovat mikroklimatické extrémny (Chen et al. 1993) a zvyšuje se fluktuace mikroklimatických podmínek, což podmiňuje výrazné změny druhové skladby původních společenstev mechorostů (Arseneault et al. 2012; Baker et al. 2016; Fenton & Frego 2005; Gignac & Dale 2005; Luczaj & Sadowska 1997). Řada typicky lesních (Stewart & Mallik 2006) nebo epixylických druhů (Halpern et al. 2014) mechorostů vyžaduje stabilní mikroklima. Nárůst extrémních hodnot T_{air} , VPD a RH vede ke změně druhového složení v neprospěch těchto druhů citlivých na mikroklima (Fenton & Frego 2005). Vztahy mezi mikroklimatickými prediktory jsou však přirozeně provázané (např. VPD je odvozené z RH a T_{air}), viz Obr. 14. Vliv prediktorů se vzájemně překrývá a nelze s jistotou odlišit, zda variabilitu v druhové bohatosti a druhovém složení podmiňuje unikátní efekt daného prediktoru nebo efekt sdílený s dalšími prediktory (Dormann et al. 2012; Karger et al. 2012). Proto je třeba vliv jednotlivých prediktorů posuzovat i v kontextu působení ostatních mikroklimatických prediktorů.

Z párového porovnání modelu se všemi mikroklimatickými prediktory s modely s postupným vynecháním jednoho z prediktorů druhové bohatosti malých snímků vychází jako slabě signifikantní délka evaporačního stresu (*drought.stress*) a minimální teplota vzduchu (*airT.min*) (Tab. 4).

Na rozdíl od ostatních mikroklimatických prediktorů vyjadřuje prediktor *drought.stress* přímou informaci o délce trvání extrému (v kontextu místních poměrů). Zvýšená evaporace může vést ke snížení obsahu vody ve stélce mechorostů, omezení schopnosti fotosyntézy a následnému zpomalení další fyziologických funkcí. Negativní efekt bude tím větší, čím delší dobu (nebo čím častěji) budou mechorosty vyššímu evaporačnímu stresu vystaveny. Výzkumné plochy s delším obdobím evaporačního stresu mají nižší druhovou bohatost, i když z Obr. P3 je patrné, že predikce tvaru závislosti je zde tažena několika málo pozorováními, protože gradient prediktoru *drought.stress* je na studované lokalitě poměrně krátký.

V případě minimální teploty vzduchu lze pozorovat mírně pozitivní korelaci s druhovou bohatostí mechorostů. Na velmi chladných výzkumných plochách může být prodloužené období nižší aktivity mechorostů (např. kvůli delší době trvání sněhové pokrývky), což může mechorosty na těchto plochách znevýhodnit. Obr. P3 ale také ukazuje, že tento trend je mírný, což značí, že nízká teplota pro mechorosty ve studované rokli zřejmě není zásadním omezením (Furness & Grime 1982a; Lösch et al. 1983).

Obecně lze na základě mých výsledků shrnout, že druhovou bohatost mechorostů zřejmě limituje především výskyt vysokých teplot související s delším obdobím vyššího evaporačního stresu a větším kolísáním dostupnosti vzdušné vlhkosti. Variabilita druhového složení souvisí zejména s kolísáním mikroklimatických podmínek, ale vliv mikroklimatu na druhové složení mechorostů je velmi komplexní. Vyhodnocení role jednotlivých mikroklimatických prediktorů by vyžadovalo detailní fyziologickou studii v kontrolovaných podmínkách.

6.1.5 Odpověď mechorostů na mikroklima na různých typech substrátu

Posledním z cílů této diplomové práce bylo prozkoumat, zda se liší vliv *in situ* měřeného mikroklimatu na druhovou bohatost a složení společenstev mechorostů na různých typech substrátu, protože výsledky některých autorů naznačují, že se citlivost mechorostů vůči mikroklimatu na odlišných substrátech různí (Spitale 2016; Tng et al. 2009). Existují sice studie, které zkoumají vliv mikroklimatu specificky u epifytických (Ódor et al. 2014) a epixylických (Táborská et al. 2020) společenstev mechorostů, nenalezla jsem však práci, která by porovnávala působení *in situ* měřeného mikroklimatu na diverzitu a distribuci mechorostů v rámci jedné lokality na různých substrátech.

Dle mých výsledků na mikroklima nejcitlivěji reagují mechorosty rostoucí na skále a mrtvém dřevě, nejméně pak na lesní půdě (Obr. 46). U skalních mechorostů ale mikroklima signifikantně ovlivňuje pouze druhové složení (17 % celkově vysvětlené variability), nikoliv druhovou bohatost mechorostů (může být způsobené pouze malou silou testu v důsledku nízkého počtu pozorování skalního substrátu). Na skalní substrát je v porovnání s ostatními typy substrátu vázáno nejvíce substrátově specifických

druhů (Cole et al. 2008). Lokální zásobník skalních druhů je omezený, a je tedy možné, že se rozdíly mikroklimatu v poměrně homogenních podmínkách rokle spíše než výraznými rozdíly v druhové bohatosti projeví změnou druhového složení skalních společenstev. Pískovcové skály mají podobné fyzikální a chemické vlastnosti jako tlející dřevo, a mohou tak hostit i některé epixylické druhy mechorostů (Marková 2008), jejichž zastoupení se může v závislosti na mikroklimatických podmínkách lišit.

Na mrtvém dřevě mikroklima ve shodě s literaturou signifikantně ovlivňuje jak druhovou bohatost, tak druhové složení společenstev mechorostů – mimořádnou citlivost epixylických mechorostů na mikroklima potvrzuje řada studií (Baldwin & Bradfield 2005; Gignac & Dale 2005; Laaka 1992; Raabe et al. 2010). Může to souviset s konvexním tvarem povrchu mrtvého dřeva, který je tak exponovanější (Hylander et al. 2005). Je potenciálně více vystavený vzdušnému proudění (Geiger et al. 2009), rychleji z něj odtéká voda a může snáze vysychat, což se může projevit větším kolísáním mikroklimatických podmínek (Hylander et al. 2005). Mrtvé dřevo je navíc typicky vázáno na lesní ekosystémy s dlouho kontinuitou, kde panují mírné a stabilní mikroklimatické podmínky, na které jsou epixylické druhy adaptované (Laaka 1992).

Podobné jevy (rychlý odtok vody, kolísání mikroklimatu) jako u mrtvého dřeva se budou pravděpodobně uplatňovat i u skalního substrátu (možná ve větší míře). Jak naznačují mé výsledky, skála (byť ve stinných a vlhkých podmínkách studované rokle) může představovat ještě exponovanější substrát než mrtvé dřevo, čemuž odpovídá relativně vysoký podíl variability ve skalních společenstvech mechorostů mezi snímky vysvětlený mikroklimatem. Oproti mrtvému dřevu však lze u skalního substrátu očekávat větší roli mikrotopografie (Cole et al. 2008; Hespanhol et al. 2011; Thiel & Spribille 2007), která je u pískovců v NPČŠ velmi rozmanitá (Vařilová 2007).

Vysvětlením, proč dle mých výsledků hraje mikroklima na lesní půdě nejmenší roli, může být lepší schopnost lesní půdy pufovat mikroklimatické extrémy. Zadržuje velké množství vody, je méně vystavená vzdušnému proudění (Geiger et al. 2009) a na mikroškále poskytuje mnoho stinných útočišť (např. prolákliny, terénní nerovnosti). To je pravděpodobně důvodem, proč na lesní půdě dokážou mechorosty přežívat i v méně příznivých podmínkách a jeví se tak méně citlivé vůči mikroklimatu (Spitale 2016).

6.2 Limity designu diplomové práce

Limitem rozsahu této diplomové práce byl omezený počet mikroklimatických dataloggerů (38). Proto byla s důrazem na detail záměrně vybrána jediná rokle. Díky tomu bylo možné opakovaně pokrýt celý gradient mikroklimatických podmínek a odfiltrout vliv příslušnosti k různým lokalitám, který může výrazně ovlivňovat variabilitu druhového složení (Økland et al. 2003). Kvůli vadným měřením z šesti dataloggerů je výsledný počet pozorování nižší (32), ale i tak zůstává v souladu s doporučením pro minimální počet pozorování (Wisž et al. 2008). Přesto je vzhledem k potenciálním rizikům spojeným

s analýzou menších datasetů třeba interpretaci výsledků provádět opatrně (Bissonette 1999). Domnívám se, že vzhledem k nižšímu počtu pozorování a výběru jediné lokality lze výstupy této práce považovat za relevantní pro mechorosty lesů mírného podnebného pásu charakterem blízkých studované oblasti. Zobecnění na širší spektrum biotopů by vyžadovalo rozsáhlejší studii.

Na rozdíl od jiných autorů jsem neměla problém s poškozováním dataloggerů lesní zvěří, ačkoli jsem je instalovala volně, bez ochranné klece (Trachtová 2014; Wild et al. 2019). Problémem však bylo měření relativní vzdušné vlhkosti v zimě. V chladném a vlhkém prostředí může docházet ke kondenzování vzdušné vlhkosti či vzniku námrazy na dataloggerech, což může ovlivňovat měření relativní vzdušné vlhkosti (Déry & Stieglitz 2002; Makkonen & Laakso 2005). Pokud voda pronikne do vlhkostního senzoru, naměřené hodnoty RH jsou zkreslené (Bramer et al. 2018). Přítomnost kapalně vody ve vlhkostním senzoru obvykle značí po dlouhou dobu konstantní hodnoty RH 100 %. V mém případě jsem však u některých dataloggerů (nezávisle na topografické poloze) zaznamenala dlouhodobě konstantní hodnoty RH 1 %, vyskytující se při T_{air} pod bodem mrazu. Tyto artefakty byly zřejmě způsobené zamrznutím vlhkostních senzorů bránícím přístupu vzdušné vlhkosti. Při vyšších teplotách měřily dataloggery normálně a následná kalibrace neodhalila žádnou odchylku měření. Přestože jiné mikroklimatické studie u mechorostů i cévnatých rostlin běžně pracují jen s daty z vegetační sezóny (Fenton & Frego 2005; Gignac & Dale 2005; Kovács et al. 2017; Opedal et al. 2015), já jsem důvěryhodná data naměřená v zimě ponechala. Mechorosty mají kontinuální metabolismus a za příhodných podmínek jsou aktivní i v zimních měsících (Lösch et al. 1983). Odstranění artefaktů způsobených mrazem či sněhem nahrazením nevěrohodných hodnot RH naměřených při $T_{\text{air}} < 0,3 \text{ }^{\circ}\text{C}$ NA hodnotami a ponechání zbylých zimních měření RH proto považuji za rozumný kompromis.

Extrémní členitost studované rokle značně komplikovala přesné zaměření polohy dataloggerů nutné pro odvození realistických topografických faktorů z DTM. Výsledná přesnost (max. chybovost 3 m, ale reálně ve většině případů desítky cm) sice není zcela uspokojivá, ale zvolený přístup kombinace diferenciální GPS se zaměřováním dataloggerů na dálku z vyvýšeného místa pomocí laserového dálkoměru je nejpřesnější možné řešení, jaké lze v daných podmínkách uskutečnit. Proto se domnívám, že nepřesnost lokalizace měla jen minimální vliv na výsledky mé práce.

7. ZÁVĚR

Mikroklima dle mých výsledků vysvětlí až třetinu celkové variability druhové bohatosti mechorostů ve studované rokli. V případě druhového složení mechorostů je naopak významný vliv topografie, která může nepřímým způsobem ovlivňovat procesy spojené s disperzí mechorostů. Vliv mikroklimatu na druhovou bohatost (analogicky u topografie v případě druhového složení) je výraznější na větších snímcích, kde hrají menší roli stochastické procesy (Chase 2014; Reed et al. 1993). *In situ* měření mikroklimatu má v podmínkách studované lokality, nezávisle na ostatních environmentálních prediktorech, výrazný

signifikantní vliv na diverzitu mechorostů. Nejcitlivější reakci na mikroklima jsem zaznamenala u mechorostů rostoucích na skalách a mrtvém dřevu.

V kontextu mírného podnebného pásu je tato diplomová práce ojedinělá a jako jedna z prvních přináší data ze souvislého terénního měření mikroklimatu na škále relevantní pro mechorosty v kontextu topografických, vegetačních a substrátových charakteristik studované lokality. Jako nejdůležitější výstup mé práce podtrhávám pozorovaný odlišný trend v reakci na mikroklima a topografii u druhové bohatosti a druhového složení mechorostů a zdůrazňuji roli *in situ* měřeného mikroklimatu jako významného prediktoru ovlivňujícího druhovou bohatost mechorostů nezávisle na ostatních environmentálních prediktorech.

V návaznosti na výstupy mé diplomové práce by bylo přínosné na větším datovém souboru v kontextu měřeného mikroklimatu v budoucnu podrobněji prozkoumat vliv topografie na druhové složení společenstev mechorostů s důrazem na zohlednění funkčních vlastností druhů souvisejících s disperzí a životní strategií. Zajímavým podnětem pro směr budoucích výzkumů by také mohlo být zaměření se na reakci mechorostů na mikroklima v závislosti na životní formě. Studie ze subtropů (Oishi 2009) i mírného podnebného pásu (Spitale et al. 2020; Stewart & Mallik 2006) ukazují, že na lokální a regionální škále životní forma mechorostů velmi citlivě odráží charakter prostředí. Studium vztahu mezi rozšířením životních forem mechorostů a měřeným mikroklimatem by mohlo přinést výstupy aplikovatelné v ochraně přírody pro snadnější vytipování mikroklimaticky příznivých lokalit (chladnějších, vlhčích) bez nutnosti odborné znalosti druhů mechorostů, což může být v souvislosti s probíhající klimatickou změnou důležité i pro jiné skupiny organismů (Greiser et al. 2020). V současnosti také máme díky technologickému pokroku možnost studovat vliv mikroklimatu na druhové složení společenstev mechorostů velmi podrobně na úrovni jednotlivých druhů. O přímé reakci konkrétních druhů mechorostů na mikroklima měřené v terénu ale víme, až na výjimky (Táborská et al. 2020), velmi málo a je tu také velký prostor pro další bádání.

8. LITERATURA

- Abdi H, Williams LJ. 2010. Principal component analysis. *Wiley Interdiscip. Rev. Comput. Stat.* 2(4):433–59
- Abtew W, Melesse A. 2013. Vapor pressure calculation methods. In *Evaporation and Evapotranspiration*, pp. 53–62. Dordrecht: Springer
- Acebey A, Gradstein SR, Krömer T. 2003. Species richness and habitat diversification of bryophytes in submontane rain forest and fallows of Bolivia. *J. Trop. Ecol.* 19(1):9–18
- Acharya KP, Vetaas OR, Birks HJB. 2011. Orchid species richness along Himalayan elevational gradients. *J. Biogeogr.* 38(9):1821–33
- Adler PB, White EP, Lauenroth WK, Kaufman DM, Rassweiler A, Rusak JA. 2005. Evidence for a general species-time-area relationship. *Ecology.* 86(8):2032–39
- Alexander C, Deák B, Heilmeyer H. 2016. Micro-topography driven vegetation patterns in open mosaic landscapes. *Ecol. Indic.* 60:906–20
- Alpert P. 2000. The discovery, scope, and puzzle of desiccation tolerance in plants. *Plant Ecol.* 151(1):5–17
- Anderson DB. 1936. Relative humidity or vapor pressure deficit. *Ecology.* 17(2):277–82
- Aragón G, Abuja L, Belinchón R, Martínez I. 2015. Edge type determines the intensity of forest edge effect on epiphytic communities. *Eur. J. For. Res.* 134(3):443–51
- Armentano T V., Caponetti JD. 1972. The effect of pH on the growth of protonemata of *Tetraplodon mnioides* and *Funaria hygrometrica*. *Bryologist.* 75(2):147–53
- Arseneault J, Fenton NJ, Bergeron Y. 2012. Effects of variable canopy retention harvest on epixylic bryophytes in boreal black spruce – feathermoss forests. *Can. J. For. Res.* 42(8):1467–76
- Ashcroft MB, Chisholm LA, French KO. 2008. The effect of exposure on landscape scale soil surface temperatures and species distribution models. *Landsc. Ecol.* 23(2):211–25
- Ashcroft MB, Gollan JR. 2012. Fine-resolution (25 m) topoclimatic grids of near-surface (5 cm) extreme temperatures and humidities across various habitats in a large (200 × 300 km) and diverse region. *Int. J. Climatol.* 32(14):2134–48
- Ashcroft MB, Gollan JR. 2013. Moisture, thermal inertia, and the spatial distributions of near-surface soil and air temperatures: understanding factors that promote microrefugia. *Agric. For. Meteorol.* 176:77–89
- Ashcroft MB, Gollan JR, Warton DI, Ramp D. 2012. A novel approach to quantify and locate potential microrefugia using topoclimate, climate stability, and isolation from the matrix. *Glob. Chang. Biol.* 18(6):1866–79
- Atherton I, Bosanquet S, Lawley M, eds. 2010. *Mosses and Liverworts of Britain and Ireland - a Field Guide*. Plymouth: British Bryological Society. 1st ed.
- Baker TP, Jordan GJ, Baker SC. 2016. Microclimatic edge effects in a recently harvested forest: do remnant forest patches create the same impact as large forest areas? *For. Ecol. Manage.* 365:128–36
- Baker TP, Jordan GJ, Fountain-Jones NM, Balmer J, Dalton PJ, Baker SC. 2018. Distance, environmental and substrate factors impacting recovery of bryophyte communities after harvesting. *Appl. Veg. Sci.* 21(1):64–75
- Báldi A. 2008. Habitat heterogeneity overrides the species-area relationship. *J. Biogeogr.* 35(4):675–81
- Baldwin LK, Bradfield GE. 2005. Bryophyte community differences between edge and interior environments in temperate rainforest fragments of coastal British Columbia. *Can. J. For. Res.* 35(3):580–92
- Baldwin LK, Bradfield GE. 2007. Bryophyte responses to fragmentation in temperate coastal rainforests: a functional group approach. *Biol. Conserv.* 136(3):408–22
- Barbé M, Bouchard M, Fenton NJ. 2020. Examining boreal forest resilience to temperature variability using bryophytes: forest type matters. *Ecosphere.* 11(8):e0323
- Barbé M, Chavel EE, Fenton NJ, Imbeau L, Mazerolle MJ, et al. 2016. Dispersal of bryophytes and ferns is facilitated by small mammals in the boreal forest. *Écoscience.* 23(3–4):67–76
- Barbé M, Fenton NJ, Caners R, Bergeron Y. 2017. Interannual variation in bryophyte dispersal: linking bryophyte phenophases and weather conditions. *Botany.* 95(12):1151–69
- Barry R, Blanken P. 2016. *Microclimate and Local Climate*. New York: Cambridge University Press

- Bartels SF, Caners RT, Ogilvie J, White B, Macdonald SE. 2018. Relating bryophyte assemblages to a remotely sensed depth-to-water index in boreal forests. *Front. Plant Sci.* 9:1–11
- Bartels SF, James RS, Caners RT, Macdonald SE. 2019. Depth-to-water mediates bryophyte response to harvesting in boreal forests. *J. Appl. Ecol.* 56(5):1256–66
- Bates JW. 1998. Is 'life-form' a useful concept in bryophyte ecology? *Oikos*. 82(2):223–37
- Batke SP, Murphy BR, Hill N, Kelly DL. 2015. Can air humidity and temperature regimes within cloud forest canopies be predicted from bryophyte and lichen cover? *Ecol. Indic.* 56:1–5
- Bennie J, Huntley B, Wiltshire A, Hill MO, Baxter R. 2008. Slope, aspect and climate: spatially explicit and implicit models of topographic microclimate in chalk grassland. *Ecol. Modell.* 216(1):47–59
- Besnard AG, La Jeunesse I, Pays O, Secondi J. 2013. Topographic wetness index predicts the occurrence of bird species in floodplains. *Divers. Distrib.* 19(8):955–63
- Bissonette JA. 1999. Small sample size problems in wildlife ecology: a contingent analytical approach. *Wildlife Biol.* 5(1):65–71
- Blanchet GF, Legendre P, Borcard D. 2008. Forward selection of explanatory variables. *Ecology*. 89(9):2623–32
- Böhner J, Selige T. 2006. Spatial prediction of soil attributes using terrain analysis and climate regionalisation. *SAGA – Anal. Model. Appl.* 115:13–28
- Böhner J, AntoniĆ O. 2009. Land-surface parameters specific to topo-climatology. In *Geomorphometry: Concepts, Software, Applications*, Vol. 33, eds. T Hengl, HJ Reuter, pp. 195–226. Elsevier
- Botting RS, Fredeen AL. 2006. Contrasting terrestrial lichen, liverwort, and moss diversity between old-growth and young second-growth forest on two soil textures in central British Columbia. *Can. J. Bot.* 84(1):120–32
- Bramer I, Anderson BJ, Bennie J, Bladon AJ, De Frenne P, et al. 2018. Advances in monitoring and modelling climate at ecologically relevant scales. In *Advances in Ecological Research*, eds. DA Bohan, AJ Dumbrell, G Woodward, M Jackson, pp. 101–61. Elsevier
- Brodribb TJ, Carriqui M, Delzon S, McAdam SAM, Holbrook NM. 2020. Advanced vascular function discovered in a widespread moss. *Nat. Plants*. 6(3):273–79
- Burns KC, Paul Mchardy R, Pledger S. 2009. The small-island effect: fact or artefact? *Ecography (Cop.)*. 32(2):269–76
- Busby JR, Bliss LC, Hamilton CD. 1978. Microclimate control of growth rates and habitats of the boreal forest mosses, *Tomenthypnum nitens* and *Hylocomium splendens*. *Ecol. Monogr.* 48(2):95–110
- Callaghan D. 2012. The inventory of bryophytes at sites: completeness and survey effort. *J. Bryol.* 34(1):37–45
- Caners RT, Macdonald SE, Belland RJ. 2010. Responses of boreal epiphytic bryophytes to different levels of partial canopy harvest. *Botany*. 88(4):315–28
- Cannone N, Convey P, Guglielmin M. 2013. Diversity trends of bryophytes in continental Antarctica. *Polar Biol.* 36(2):259–71
- Cantlon JE. 1953. Vegetation and microclimates on north and south slopes of Cushtunk Mountain, New Jersey. *Ecol. Monogr.* 23(3):241–70
- Carlson DW, Groot A. 1997. Microclimate of clear-cut, forest interior, and small openings in trembling aspen forest. *Agric. For. Meteorol.* 87(4):313–29
- Caruso A, Rudolphi J. 2009. Influence of substrate age and quality on species diversity of lichens and bryophytes on stumps. *Bryologist*. 112(3):520–31
- Cerrejón C, Valeria O, Mansuy N, Barbé M, Fenton NJ. 2020. Predictive mapping of bryophyte richness patterns in boreal forests using species distribution models and remote sensing data. *Ecol. Indic.* 119:106826
- Ceschin S, Aleffi M, Bisceglie S, Savo V, Zuccarello V. 2012. Aquatic bryophytes as ecological indicators of the water quality status in the Tiber River basin (Italy). *Ecol. Indic.* 14(1):74–81
- Chase JM. 2014. Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. *J. Veg. Sci.* 25(2):319–22
- Chen J, Franklin JF, Spies TA. 1993. Contrasting microclimates among clearcut, edge, and interior of old-growth douglas-fir forest. *Agric. For. Meteorol.* 63(3–4):219–37
- Chen J, Saunders SC, Crow TR, Naiman RJ, Brososke KD, et al. 1999. Microclimate in forest ecosystem and landscape ecology – variations in local climate can be used to monitor and compare the effects of different management regimes. *Bioscience*. 49(4):288–97

- Chen S, Slik JWF, Gao J, Mao L, Bi M, et al. 2015. Latitudinal diversity gradients in bryophytes and woody plants: roles of temperature and water availability. *J. Syst. Evol.* 53(6):534–45
- Chytrý M, Danihelka J, Ermakov N, Hájek M, Hájková P, et al. 2007. Plant species richness in continental southern Siberia: effects of pH and climate in the context of the species pool hypothesis. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 16:668–78
- Chytrý M, Kučera T, Kočí M, Grulich V, Lustyk P, eds. 2010. *Katalog biotopů České republiky*. Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR. 2nd ed.
- Clarke KR. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.* 18:117–43
- Clymo RS. 1970. The growth of *Sphagnum*: methods of measurement. *J. Ecol.* 58(1):13–49
- Coelho MTP, Diniz-Filho JA, Rangel TF. 2019. A parsimonious view of the parsimony principle in ecology and evolution. *Ecography (Cop.)*. 42(5):968–76
- Cole HA, Newmaster SG, Bell FW, Pitt D, Stinson A. 2008. Influence of microhabitat on bryophyte diversity in Ontario mixedwood boreal forest. *Can. J. For. Res.* 38(7):1867–76
- Conrad O, Bechtel B, Bock M, Dietrich H, Fischer E, et al. 2015. System for automated geoscientific analyses (SAGA) v. 2.1.4. *Geosci. Model Dev. Discuss.* 8(2):2271–2312
- Coyle JR. 2017. Intraspecific variation in epiphyte functional traits reveals limited effects of microclimate on community assembly in temperate deciduous oak canopies. *Oikos*. 126(1):111–20
- Crawley MJ. 2002. *Statistical Computing: An Introduction to Data Analysis Using S-Plus*. Chichester: John Wiley and Sons.
- Cristea NC, Breckheimer I, Raleigh MS, HilleRisLambers J, Lundquist JD. 2017. An evaluation of terrain-based downscaling of fractional snow covered area data sets based on LiDAR-derived snow data and orthoimagery. *Water Resour. Res.* 53(8):6802–20
- Dahlberg CJ, Ehrlén J, Christiansen DM, Meineri E, Hylander K. 2020. Correlations between plant climate optima across different spatial scales. *Environ. Exp. Bot.* 170:e103899
- Dahlberg CJ, Ehrlén J, Hylander K. 2014. Performance of forest bryophytes with different geographical distributions transplanted across a topographically heterogeneous landscape. *PLoS One*. 9(11):e112943
- Darell P, Cronberg N. 2011. Bryophytes in black alder swamps in south Sweden: habitat classification, environmental factors and life-strategies. *Lindbergia*. 34:9–29
- Davey MC, Rothery P. 1997. Interspecific variation in respiratory and photosynthetic parameters in Antarctic bryophytes. *New Phytol.* 137(2):231–40
- De Bello F, Lavorel S, Lavergne S, Albert CH, Boulangeat I, et al. 2013. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps. *Ecography (Cop.)*. 36(3):393–402
- De Sousa F, Foster PG, Donoghue PCJ, Schneider H, Cox CJ. 2018. Nuclear protein phylogenies support the monophyly of the three bryophyte groups (Bryophyta Schimp.). *New Phytol.* 222(1):1–11
- Deblauwe V, Droissart V, Bose R, Sonké B, Blach-Overgaard A, et al. 2016. Remotely sensed temperature and precipitation data improve species distribution modelling in the tropics. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 25(4):443–54
- Delworth T, Manabe S. 1989. The influence of soil wetness on near-surface atmospheric variability. *J. Clim.* 2(12):1447–62
- Déry SJ, Stieglitz M. 2002. A note on surface humidity measurements in the cold Canadian environment. *Boundary-Layer Meteorol.* 102(3):491–97
- Diaz S, Cabido M, Casanoves F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *J. Veg. Sci.* 9(1):113–22
- Dierßen K. 2001. Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes. In *Bryophytorum Bibliotheca*, ed. SR Gradstein, p. 289. Berlin, Stuttgart: Borntraeger
- Dilks TJK, Proctor MCF. 1975. Comparative experiments on temperature responses of bryophytes: assimilation, respiration and freezing damage. *J. Bryol.* 8(3):317–36
- Dilks TJK, Proctor MCF. 1976. Seasonal variation in desiccation tolerance in some british bryophytes. *J. Bryol.* 9(2):239–47

- Dobrowski SZ, Abatzoglou JT, Greenberg JA, Schladow SG. 2009. How much influence does landscape-scale physiography have on air temperature in a mountain environment? *Agric. For. Meteorol.* 149(10):1751–58
- Dormann CF, Elith J, Bacher S, Buchmann C, Carl G, et al. 2012. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography (Cop.)*. 35(1):1–20
- Drakare S, Lennon JJ, Hillebrand H. 2006. The imprint of the geographical, evolutionary and ecological context on species-area relationships. *Ecol. Lett.* 9(2):215–27
- Eldridge DJ, Tozer ME. 1997. Environmental factors relating to the distribution of terricolous bryophytes and lichens in semi-arid eastern Australia. *Bryologist.* 100(1):28–39
- Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudík M, Ferrier S, et al. 2006. Novel methods improve prediction of species distributions from occurrence data. *Ecography (Cop.)*. 29:2006
- Evans SA, Halpern CB, McKenzie D. 2012. The contributions of forest structure and substrate to bryophyte diversity and abundance in mature coniferous forests of the Pacific Northwest. *Bryologist.* 115(2):278–94
- Fenton NJ, Frego KA. 2005. Bryophyte (moss and liverwort) conservation under remnant canopy in managed forests. *Biol. Conserv.* 122(3):417–30
- Fenton NJ, Frego KA, Sims MR. 2003. Changes in forest floor bryophyte (moss and liverwort) communities 4 years after forest harvest. *Can. J. Bot.* 81(7):714–31
- Ferrer-Castán D, Vetaas OR. 2005. Pteridophyte richness, climate and topography in the Iberian Peninsula: comparing spatial and nonspatial models of richness patterns. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 14(2):155–65
- Fournier RA. 2017. *Hemispherical Photography in Forest Science: Theory, Methods, Applications*. Dordrecht: Springer
- Frahm J-P. 1990. Bryophyte phytomass in tropical ecosystems. *Bot. J. Linn. Soc.* 104(1–3):23–33
- Frahm J-P, Gradstein SR. 1991. An altitudinal zonation of tropical rain forests using bryophytes. *J. Biogeogr.* 18(6):669–78
- Frahm JP. 2008. Diversity, dispersal and biogeography of bryophytes (mosses). *Biodivers. Conserv.* 17(2):277–84
- Francis AP, Currie DJ, Francis AP, Currie DJ. 2012. A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms. *Am. Nat.* 161(4):523–36
- Franklin J, Davis FW, Ikegami M, Syphard AD, Flint LE, et al. 2013. Modeling plant species distributions under future climates: how fine scale do climate projections need to be? *Glob. Chang. Biol.* 19(2):473–83
- Frazer GW, Trofymow JA, Lertzman KP. 1997. A method for estimating canopy openness, effective leaf area index, and photosynthetically active photon flux density using hemispherical photography and computerized image analysis techniques. Victoria: The Pacific Forestry Centre
- Freeman TG. 1991. Calculating catchment area with divergent flow based on a regular grid. *Comput. Geosci.* 17(3):413–22
- Frego KA, Carleton TJ. 1995. Microsite conditions and spatial pattern in a boreal bryophyte community. *Can. J. Bot.* 73(4):544–51
- Frey SJK, Hadley AS, Johnson SL, Schulze M, Jones JA, Betts MG. 2016. Spatial models reveal the microclimatic buffering capacity of old-growth forests. *Sci. Adv.* 2(4):e1501392
- Fridley JD. 2009. Downscaling climate over complex terrain: high finescale (< 1000 m) spatial variation of near-ground temperatures in a montane forested landscape (Great Smoky Mountains). *J. Appl. Meteorol. Climatol.* 48(5):1033–49
- Friedel A, Oheimb G V., Dengler J, Härdtle W. 2006. Species diversity and species composition of epiphytic bryophytes and lichens – a comparison of managed and unmanaged beech forests in NE Germany. *Feddes Repert.* 117(1–2):172–85
- Furness SB, Grime JP. 1982a. Growth rate and temperature responses in bryophytes: II. a comparative study of species of contrasted ecology. *J. Ecol.* 70(2):525–36
- Furness SB, Grime JP. 1982b. Growth rate and temperature responses in bryophytes: I. an investigation of *Brachythecium rutabulum*. *J. Ecol.* 70(2):513–23
- Gabriel R, Bates JW. 2003. Responses of photosynthesis to irradiance in bryophytes of the Azores laurel forest. *J. Bryol.* 25(2):101–5

- Gecheva G, Yurukova L, Ganeva A. 2011. Assessment of pollution with aquatic bryophytes in Maritsa River (Bulgaria). *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 87(4):480–85
- Gehrig-Downie C, Obregón A, Bendix J, Gradstein SR. 2011. Epiphyte biomass and canopy microclimate the tropical lowland cloud forest of French Guiana. *Biotropica*. 43(5):591–96
- Geiger R, Aron RH, Todhunter P. 2009. *The Climate near the Ground*. Plymouth: Rowman & Littlefield. 7th ed.
- Giaccone E, Luoto M, Vittoz P, Guisan A, Mariéthoz G, Lambiel C. 2019. Influence of microclimate and geomorphological factors on alpine vegetation in the western Swiss Alps. *Earth Surf. Process. Landforms*. 44(15):3093–3107
- Gignac LD, Dale MRT. 2005. Effects of fragment size and habitat heterogeneity on cryptogam diversity in the low-boreal forest of western Canada. *Bryologist*. 108(1):50–66
- Gillingham PK, Huntley B, Kunin WE, Thomas CD. 2012. The effect of spatial resolution on projected responses to climate warming. *Divers. Distrib.* 18(10):990–1000
- Glime JM. 2017. *Physiological Ecology*. Bryophyte Ecology. <http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology/>
- Goffinet B, Shaw JA. 2009. *Bryophyte Biology*. New York: Cambridge University Press
- Graf MD, Rochefort L. 2010. Moss regeneration for fen restoration: field and greenhouse experiments. *Restor. Ecol.* 18(1):121–30
- Graham MH. 2003. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology*. 84(11):2809–15
- Greiser C, Ehrlén J, Meineri E, Hylander K. 2020. Hiding from the climate: characterizing microrefugia for boreal forest understory species. *Glob. Chang. Biol.* 26(2):471–83
- Greiser C, Meineri E, Luoto M, Ehrlén J, Hylander K. 2018. Monthly microclimate models in a managed boreal forest landscape. *Agric. For. Meteorol.* 250–251:147–58
- Halpern CB, Dovčiak M, Urgenson LS, Evans SA. 2014. Substrates mediate responses of forest bryophytes to a gradient in overstory retention. *Can. J. For. Res.* 44(8):855–66
- Halsey LA, Vitt DH, Gignac LD. 2000. *Sphagnum*-dominated peatlands in North America since the last glacial maximum: their occurrence and extent. *Bryologist*. 103(2):334–52
- Hanslin HM. 1999. Seasonal dynamics of biomass increase and shoot elongation in five co-occurring boreal forest bryophytes. *J. Bryol.* 21(1):5–15
- Häntzschel J, Goldberg V, Bernhofer C. 2005. GIS-based regionalisation of radiation, temperature and coupling measures in complex terrain for low mountain ranges. *Meteorol. Appl.* 12:33–42
- Härtel H. 2007a. Klima. In *Plán péče o Národní park České Švýcarsko. Rozbory*, eds. H Härtel, D Šteflová, J Drozd, pp. 19–22. Krásná Lípa: Správa Národního parku České Švýcarsko
- Härtel H. 2007b. Floristicko-fytogeografická charakteristika. In *Plán péče o Národní Park České Švýcarsko. Rozbory*, eds. H Härtel, D Šteflová, J Drozd, pp. 35–36. Krásná Lípa: Správa Národního parku České Švýcarsko
- Härtel H. 2007c. Charakteristika přirozené lesní vegetace. In *Plán péče o Národní Park České Švýcarsko. Rozbory*, eds. H Härtel, D Šteflová, J Drozd, pp. 37–38. Krásná Lípa: Správa Národního parku České Švýcarsko
- Härtel H, Drozd J. 2007. Základní údaje. In *Plán péče o Národní Park České Švýcarsko*, eds. H Härtel, D Šteflová, J Drozd, pp. 7–13. Krásná Lípa: Správa Národního parku České Švýcarsko
- Härtel H, Marková I. 2005. Phytogeographic importance of sandstone landscapes. *Ferrantia*. 44:103–6
- Härtel H, Marková I, Němcová L, Wild J. 2013. Central European sandstone regions as islands of montane and Atlantic floristic elements. *Sandstone Landscapes, Divers. Ecol. Conserv. Proc. 3rd Int. Conf. Sandstone Landscapes*, pp. 44–48. Wrocław: University of Wrocław
- Haughian SR. 2018. Short-term effects of alternative thinning treatments on the richness, abundance and composition of epixylic bryophytes, lichens, and vascular plants in conifer plantations at microhabitat and stand scales. *For. Ecol. Manage.* 415–416:106–17
- Haughian SR, Burton PJ. 2015. Microhabitat associations of lichens, feathermosses, and vascular plants in a caribou winter range, and their implications for understory development. *Botany*. 93(4):221–31
- Haughian SR, Burton PJ. 2018. Microclimate differences above ground-layer vegetation in lichen-dominated pine forests of north-central British Columbia. *Agric. For. Meteorol.* 249:100–106

- Haughian SR, Frego KA. 2017. Does CWD mediate microclimate for epixylic vegetation in boreal forest understories? A test of the moisture-capacitor hypothesis. *For. Ecol. Manage.* 389:341–51
- Hedenäs L, Bisang I. 2004. Key to European *Dicranum* species. *Herzogia*. 17:179–97
- Heikkinen RK, Luoto M, Virkkala R, Rainio K. 2004. Effects of habitat cover, landscape structure and spatial variables on the abundance of birds in an agricultural-forest mosaic. *J. Appl. Ecol.* 41(5):824–35
- Heikkinen RK, Neuvonen S. 1997. Species richness of vascular plants in the subarctic landscape of northern Finland: modelling relationships to the environment. *Biodivers. Conserv.* 6(9):1181–1201
- Hennekens SM, Schaminée JHJ. 2001. TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data. *J. Veg. Sci.* 12(4):589–91
- Henriques DSG, Borges PAV, Ah-Peng C, Gabriel R. 2016. Mosses and liverworts show contrasting elevational distribution patterns in an oceanic island (Terceira, Azores): the influence of climate and space. *J. Bryol.* 38(3):183–94
- Hespanhol H, Séneca A, Figueira R, Sérgio C. 2011. Microhabitat effects on bryophyte species richness and community distribution on exposed rock outcrops in Portugal. *Plant Ecol. Divers.* 4(2–3):251–64
- Hettenbergerová E, Hájek M, Zelený D, Jiroušková J, Mikulášková E. 2013. Changes in species richness and species composition of vascular plants and bryophytes along a moisture gradient. *Preslia*. 85(3):369–88
- Hijmans RJ. 2020. raster: Geographic data analysis and modeling. R package version 3.3-13.
- Hofmeister J, Hošek J, Holá E, Novozámská E. 2015. Decline in bryophyte diversity in predominant types of central European managed forests. *Biodivers. Conserv.* 24(6):1391–1402
- Holst T, Rost J, Mayer H. 2005. Net radiation balance for two forested slopes on opposite sides of a valley. *Int. J. Biometeorol.* 49(5):275–84
- Holz I, Gradstein SR, Heinrichs J, Kappelle M. 2002. Bryophyte diversity, microhabitat differentiation, and distribution of life forms in Costa Rican upper montane *Quercus* forest. *Bryologist*. 105(3):334–48
- Horsák M, Hájek M, Spitale D, Hájková P, Dítě D, Nekola JC. 2012. The age of island-like habitats impacts habitat specialist species richness. *Ecology*. 93(5):1106–14
- Howell TA, Dusek DA. 1995. Comparison of vapor pressure deficit calculation methods – Southern High Plains. *J. Irrig. Drain. Eng.* 121(2):191–98
- Humphrey JW, Davey S, Peace AJ, Ferris R, Harding K. 2002. Lichens and bryophyte communities of planted and semi-natural forests in Britain: The influence of site type, stand structure and deadwood. *Biol. Conserv.* 107(2):165–80
- Hutsemekers V, Dopagne C, Vanderpoorten A. 2008. How far and how fast do bryophytes travel at the landscape scale? *Divers. Distrib.* 14(3):483–92
- Hydbom S, Ödman AM, Olsson PA, Cronberg N. 2012. The effects of pH and disturbance on the bryophyte flora in calcareous sandy grasslands. *Nord. J. Bot.* 30(4):446–52
- Hylander K, Dynesius M. 2006. Causes of the large variation in bryophyte species richness and composition among boreal streamside forests. *J. Veg. Sci.* 17(3):333–46
- Hylander K, Dynesius M, Jonsson BG, Nilsson C. 2005. Substrate form determines the fate of bryophytes in riparian buffer strips. *Ecol. Appl.* 15(2):674–88
- Hylander K, Jonsson BG, Nilsson C. 2002. Evaluating buffer strips along boreal streams using bryophytes as indicators. *Ecol. Appl.* 12(3):797–806
- Ikenberry GJ. 1936. The relation of hydrogen-ion concentration to the growth and distribution of mosses. *Am. J. Bot.* 23(4):271
- Jankowski JE, Merkord CL, Rios WF, Cabrera KG, Revilla NS, Silman MR. 2013. The relationship of tropical bird communities to tree species composition and vegetation structure along an Andean elevational gradient. *J. Biogeogr.* 40(5):950–62
- Jansová I. 2006. Seasonal growth and dynamics of epixylic bryophytes in Bohemian old-growth forest. *J. Bryol.* 28(2):123–32
- Jansová I, Soldán Z. 2006. The habitat factors that affect the composition of bryophyte and lichen communities on fallen logs. *Preslia*. 78(1):67–86
- Jennings SB, Brown ND, Sheil D. 1999. Assessing forest canopies and understorey illumination: Canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry*. 72(1):59–73

- Johansson V, Lönnell N, Rannik Ü, Sundberg S, Hylander K. 2016. Air humidity thresholds trigger active moss spore release to extend dispersal in space and time. *Funct. Ecol.* 30(7):1196–1204
- Jones HG. 2014. *Plants and Microclimate: A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology*. New York: Cambridge University Press
- Kallimanis AS, Mazaris AD, Tzanopoulos J, Halley JM, Pantis JD, Sgardelis SP. 2008. How does habitat diversity affect the species-area relationship? *Glob. Ecol. Biogeogr.* 17(4):532–38
- Karger DN, Conrad O, Böhner J, Kawohl T, Kreft H, et al. 2017. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Sci. Data.* 4(1):1–20
- Karger DN, Kluge J, Abrahamczyk S, Salazar L, Homeier J, et al. 2012. Bryophyte cover on trees as proxy for air humidity in the tropics. *Ecol. Indic.* 20:277–81
- Kearney M, Porter W. 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecol. Lett.* 12(4):334–50
- Kearney MR, Isaac AP, Porter WP. 2014a. Microclim: global estimates of hourly microclimate based on long-term monthly climate averages. *Sci. Data.* 1(1):1–9
- Kearney MR, Shamakhy A, Tingley R, Karoly DJ, Hoffmann AA, et al. 2014b. Microclimate modelling at macro scales: a test of a general microclimate model integrated with gridded continental-scale soil and weather data. *Methods Ecol. Evol.* 5(3):273–86
- Kimmerer RW. 1994. Ecological consequences of sexual versus asexual reproduction in *Dicranum flagellare* and *Tetraphis pellucida*. *Bryologist.* 97(1):20–25
- Király I, Nascimbene J, Tinya F, Ódor P. 2013. Factors influencing epiphytic bryophyte and lichen species richness at different spatial scales in managed temperate forests. *Biodivers. Conserv.* 22(1):209–23
- Klepper B. 1963. Water relations of *Dicranum scoparium*. *Bryologist.* 66(2):41
- Kolari P, Pumpanen J, Kulmala L, Ilvesniemi H, Nikinmaa E, et al. 2006. Forest floor vegetation plays an important role in photosynthetic production of boreal forests. *For. Ecol. Manage.* 221(1–3):241–48
- Koleff P, Gaston KJ, Lennon JJ. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *J. Anim. Ecol.* 72(3):367–82
- Kopecký M, Čížková Š. 2010. Using topographic wetness index in vegetation ecology: does the algorithm matter? *Appl. Veg. Sci.* 13(4):450–59
- Kopecký M, Macek M. 2015. Vegetation resurvey is robust to plot location uncertainty. *Divers. Distrib.* 21(3):322–30
- Kopecký M, Macek M, Wild J. 2020. Topographic wetness index calculation guidelines based on measured soil moisture and plant species composition. *Sci. Total Environ.* 757:e143785
- Kovács B, Tinya F, Ódor P. 2017. Stand structural drivers of microclimate in mature temperate mixed forests. *Agric. For. Meteorol.* 234–235:11–21
- Kövendi-Jakó A, Márialigeti S, Bidló A, Ódor P. 2016. Environmental drivers of the bryophyte propagule bank and its comparison with forest-floor assemblage in central European temperate mixed forests. *J. Bryol.* 38(2):118–26
- Kraichak E. 2014. Microclimate fluctuation correlated with beta diversity of epiphyllous bryophyte communities. *Biotropica.* 46(5):575–82
- Kruskal JB. 1964. Nonmetric multidimensional scaling: a numerical method. *Psychometrika.* 29(2):115–29
- Kubásek J, Hájek T, Glime JM. 2014. Bryophyte photosynthesis in sunflecks: greater relative induction rate than in tracheophytes. *J. Bryol.* 36(2):110–17
- Kučera J, Müller F, Buryová B, Voříšková L, Hradílek Z, et al. 2003. Mechorosty zaznamenané během 10. jarního setkání bryologicko-lichenologické sekce v Krásné Lípě (NP České Švýcarsko a CHKO Labské pískovce). *Bryonora.* 31:13–23
- Kučera J, Váňa J. 2005. Seznam a červený mechorostů České republiky (2005). *Příroda.* 23:1–104
- Kučera J, Váňa J, Hradílek Z. 2012. Bryoflóra České republiky: aktualizace seznamu a červeného seznamu a stručná analýza. *Preslia.* 84:813–850
- Kudo G, Ito K. 1992. Plant distribution in relation to the length of the growing season in a snow-bed in the Taisetsu Mountains, northern Japan. *Vegetatio.* 98(2):165–74

- Kuglerová L, Dynesius M, Laudon H, Jansson R. 2016. Relationships between plant assemblages and water flow across a boreal forest landscape: a comparison of liverworts, mosses, and vascular plants. *Ecosystems*. 19(1):170–84
- Laaka-Lindberg S, Korpelainen H, Pohjamo M. 2003. Dispersal of asexual propagules in bryophytes. *J. Hattori Bot. Lab.* 330(93):319–30
- Laaka S. 1992. The threatened epixylic bryophytes in old primeval forests in Finland. *Biol. Conserv.* 59(2–3):151–54
- Lang SI, Cornelissen JHC, Hölzer A, Ter Braak CJF, Ahrens M, et al. 2009. Determinants of cryptogam composition and diversity in *Sphagnum*-dominated peatlands: the importance of temporal, spatial and functional scales. *J. Ecol.* 97(2):299–310
- Lange B. 1982. Key to northern boreal and arctic species of *Sphagnum*, based on characteristics of the stem leaves. *Lindbergia*. 8:1–29
- Lassueur T, Joost S, Randin CF. 2006. Very high resolution digital elevation models: do they improve models of plant species distribution? *Ecol. Modell.* 198(1–2):139–53
- Lecours V, Brown CJ, Devillers R, Lucieer VL, Edinger N. 2016. Comparing selections of environmental variables for ecological studies: a focus on terrain attributes. *PLoS One*. 11(12):e0167128
- Lecours V, Devillers R, Simms AE, Lucieer VL, Brown CJ. 2017. Towards a framework for terrain attribute selection in environmental studies. *Environ. Model. Softw.* 89:19–30
- Leempoel K, Parisod C, Geiser C, Daprà L, Vittoz P, Joost S. 2015. Very high-resolution digital elevation models: are multi-scale derived variables ecologically relevant? *Methods Ecol. Evol.* 6(12):1373–83
- Legendre P. 2008. Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. *J. Plant Ecol.* 1(1):3–8
- Legendre P, Andersson MJ. 1999. Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecol. Monogr.* 69(1):1–24
- Legendre P, Gallagher ED. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*. 129(2):271–80
- Legendre P, Oksanen J, ter Braak CJF. 2011. Testing the significance of canonical axes in redundancy analysis. *Methods Ecol. Evol.* 2(3):269–77
- Lembrechts J. 2018. *Plants on the move: The effect of microclimate and anthropogenic disturbances*. Doctoral dissertation thesis. Universiteit Antwerpen
- Lembrechts J, Nijs I, Lenoir J. 2018. Incorporating microclimate into species distribution models. *Ecography (Cop.)*. 42(7):1–23
- Lembrechts JJ, Aalto J, Ashcroft MB, De Frenne P, Kopecký M, et al. 2020. SoilTemp: a global database of near-surface temperature. *Glob. Chang. Biol.* 26(11):6616–29
- Lembrechts JJ, Lenoir J. 2020. Microclimatic conditions anywhere at any time! *Glob. Chang. Biol.* 26(2):337–39
- Lembrechts JJ, Lenoir J, Roth N, Hattab T, Milbau A, et al. 2019. Comparing temperature data sources for use in species distribution models: from in-situ logging to remote sensing. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 28(11):1578–96
- Lennon JJ, Koleff P, Greenwood JJD, Gaston KJ. 2001. The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *J. Anim. Ecol.* 70(6):966–79
- Lenoir J, Graae BJ, Aarrestad PA, Alsos IG, Armbruster WS, et al. 2013. Local temperatures inferred from plant communities suggest strong spatial buffering of climate warming across northern Europe. *Glob. Chang. Biol.* 19(5):1470–81
- León-Vargas Y, Engwald S, Proctor MCF. 2006. Microclimate, light adaptation and desiccation tolerance of epiphytic bryophytes in two Venezuelan cloud forests. *J. Biogeogr.* 33(5):901–13
- Leprieux F, Tedesco PA, Hugueny B, Beauchard O, Dürr HH, et al. 2011. Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate changes. *Ecol. Lett.* 14(4):325–34
- Levin SA. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*. 73(6):1943–67
- Löbel S, Dengler J, Hobohm C. 2006. Species richness of vascular plants, bryophytes and lichen in dry grasslands: the effects of environment, landscape structure and competition. *Folia Geobot.* 41(4):377–93

- Löbel S, Rydin H. 2010. Trade-offs and habitat constraints in the establishment of epiphytic bryophytes. *Funct. Ecol.* 24(4):887–97
- Lomolino M V. 2001. The species-area relationship: new challenges for an old pattern. *Prog. Phys. Geogr. Earth Environ.* 25(1):1–21
- Lookingbill TR, Urban DL. 2003. Spatial estimation of air temperature differences for landscape-scale studies in montane environments. *Agric. For. Meteorol.* 114(3–4):141–51
- Lösch R, Kappen L, Wolf A. 1983. Productivity and temperature biology of two snowbed bryophytes. *Polar Biol.* 1(4):243–48
- Lowry E, Lester SE. 2006. The biogeography of plant reproduction: potential determinants of species range sizes. *J. Biogeogr.* 33(11):1975–82
- Ložek V. 2008. Role pískovcových oblastí v české krajině. *Labské Pískovce - Hist. Příroda a Ochr. Území*, pp. 9–13. Děčín: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Správa CHKO Labské pískovce
- Luczaj L, Sadowska B. 1997. Edge effect in different groups of organisms: vascular plant, bryophyte and fungi species richness across a forest-grassland border. *Folia Geobot. a Phytotaxon.* 32(4):343–53
- Luković JB, Bajat BJ, Kilibarda MS, Filipović DJ. 2015. High resolution grid of potential incoming solar radiation for Serbia. *Therm. Sci.* 19:427–35
- Lüth M. 2019. *Mosses of Europe. A Photographic Flora. Volume 1-3*. Freiburg: Michael Lüth
- Macek M, Kopecký M, Wild J. 2019. Maximum air temperature controlled by landscape topography affects plant species composition in temperate forests. *Landsc. Ecol.* 34:2541–56
- Maclean IMD. 2019. Predicting future climate at high spatial and temporal resolution. *Glob. Chang. Biol.* 26(2):1003–11
- Mägdefrau K. 1982. Life-forms of bryophytes. In *Bryophyte Ecology*, ed. AJE Smith, pp. 45–58. Dordrecht: Springer
- Makarencov V, Legendre P. 2016. Nonlinear redundancy analysis and canonical correspondence analysis based on polynomial regression. *Ecology.* 83(4):1146–61
- Makkonen L, Laakso T. 2005. Humidity measurements in cold and humid environments. *Boundary-Layer Meteorol.* 116(1):131–47
- Man M, Wild J, Macek M, Kopecký M. Microclimate predicts bryophyte species composition and richness better than LiDAR topography and canopy structure. *in prep.*
- Mandl NA, Kessler M, Gradstein SR. 2009. Effects of environmental heterogeneity on species diversity and composition of terrestrial bryophyte assemblages in tropical montane forests of Southern Ecuador. *Plant Ecol. Divers.* 2(3):313–21
- Manríquez MDRT, Ardiles V, Promis Á, Herrera HA, Soler R, et al. 2020. Forest canopy-cover composition and landscape influence on bryophyte communities in *Nothofagus* forests of southern Patagonia. *PLoS One.* 15(11):e0232922
- Márialigeti S, Németh B, Tinya F, Ódor P. 2009. The effects of stand structure on ground-floor bryophyte assemblages in temperate mixed forests. *Biodivers Conserv.* 18(8):2223–41
- Marková I. 2005. Bryophyte diversity of Bohemian Switzerland in relation to microclimatic conditions. *Ferrantia.* 44:221–26
- Marková I. 2007. Bezcévné rostliny a houby. In *Plán péče o Národní Park České Švýcarsko. Rozbory*, eds. H Härtel, D Šteflová, J Drozd, pp. 43–44. Krásná Lípa: Správa Národního parku České Švýcarsko
- Marková I. 2008. Mechorosty Českého Švýcarska (Labských pískovců). *Labské Pískovce - Hist. Příroda a Ochr. Území*, pp. 106–20. Děčín: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Správa CHKO Labské pískovce
- Marková I. 2013. Bryophytes in the Czech sandstone landscape areas. *Sandstone Landscapes, Divers. Ecol. Conserv. Proc. 3rd Int. Conf. Sandstone Landscapes*, pp. 111–16. Wrocław: University of Wrocław
- Marschall M, Proctor MCF. 2004. Are bryophytes shade plants? Photosynthetic light responses and proportions of chlorophyll a, chlorophyll b and total carotenoids. *Ann. Bot.* 94(4):593–603
- Mazerolle MJ. 2020. AICcmodavg: model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package version 2.3-1.

- McCune JL, Frendo CJ, Ramadan M, Baldwin LK. 2020. Comparing the effect of landscape context on vascular plant and bryophyte communities in a human-dominated landscape. *J. Veg. Sci.* 32(1):1–16
- McDaniel SF, Miller NG. 2000. Winter dispersal of bryophyte fragments in the Adirondack Mountains, New York. *Bryologist.* 103(3):592–600
- Medina NG, Albertos B, Lara F, Mazimpaka V, Garilleti R, et al. 2014. Species richness of epiphytic bryophytes: drivers across scales on the edge of the Mediterranean. *Ecography (Cop.)*. 37(1):80–93
- Meineri E, Hylander K. 2017. Fine-grain, large-domain climate models based on climate station and comprehensive topographic information improve microrefugia detection. *Ecography (Cop.)*. 40(8):1003–13
- Melick DR, Seppelt RD. 1994. Seasonal investigations of soluble carbohydrates and pigment levels in Antarctic bryophytes and lichens. *Bryologist.* 97(1):13–19
- Menard S. 2000. Coefficients of determination for multiple logistic regression analysis. *Am. Stat.* 54(1):17
- Metz M, Rocchini D, Neteler M. 2014. Changes with remote sensing at unprecedented detail. *Remote Sens.* 6:3822–40
- Mežaka A, Brūmelis G, Piterāns A. 2012. Tree and stand-scale factors affecting richness and composition of epiphytic bryophytes and lichens in deciduous woodland key habitats. *Biodivers. Conserv.* 21(12):3221–41
- Michel P, Lee WG, During HJ, Cornelissen JHC. 2012. Species traits and their non-additive interactions control the water economy of bryophyte cushions. *J. Ecol.* 100(1):222–31
- Miles CJ, Longton RE. 1992. Deposition of moss spores in relation to distance from parent gametophytes. *J. Bryol.* 17(2):355–68
- Mills SE, Macdonald SE. 2004. Predictors of moss and liverwort species diversity of microsites in conifer-dominated boreal forest. *J. Veg. Sci.* 15(2):189–98
- Mills SE, Macdonald SE. 2005. Factors influencing bryophyte assemblage at different scales in the western Canadian boreal forest. *Bryologist.* 108(1):86–100
- Moeslund JE, Arge L, Bocher PK, Dalgaard T, Odgaard M V, et al. 2013. Topographically controlled soil moisture is the primary driver of local vegetation patterns across a lowland region. *Ecosphere.* 4(7):1–26
- Montgomery CE. 1931. Ecology of the mosses of Grand de Tour region of Illinois, with special reference to pH relations. *Bot. Gaz.* XCI(3):27–30
- Morgan-Owen GJ, Johnston GT. 1995. Differential GPS positioning. *Electron. Commun. Eng. J.* 7(1):11–21
- Müller J, Boch S, Prati D, Socher SA, Pommer U, et al. 2019. Effects of forest management on bryophyte species richness in central European forests. *For. Ecol. Manage.* 432:850–59
- Niittynen P, Heikkinen RK, Aalto J, Guisan A, Kemppinen J, Luoto M. 2019. Fine-scale tundra vegetation patterns are strongly related to winter thermal conditions. *Nat. Clim. Chang.* 10(12):1143–48
- Nilsson M, Wardle DA. 2005. Understory vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest. *Front. Ecol. Environ.* 3(8):421–28
- Nowińska R. 2010. Reactions of the herb and moss layer, tree saplings and the shrub layer to tree deaths in forests of the Wielkopolska National Park (Western Poland). *Biologia (Bratisl.)*. 65(2):265–72
- Ódor P, Király I, Tinya F, Bortignon F, Nascimbene J. 2014. Reprint of: patterns and drivers of species composition of epiphytic bryophytes and lichens in managed temperate forests. *For. Ecol. Manage.* 321:42–51
- Ódor P, Standovár T. 2001. Richness of bryophyte vegetation in near-natural and managed beech stands: the effects of management-induced differences in dead wood. *Ecollogical Bull.* 49:219–29
- Ódor P, Van Hees AFM. 2004. Preferences of dead wood inhabiting bryophytes for decay stage, log size and habitat types in Hungarian beech forests. *J. Bryol.* 26(2):79–95
- Ohlson M, Söderström L, Hörnberg G, Zackrisson O, Hermansson J. 1997. Habitat qualities versus long-term continuity as determinants of biodiversity in boreal old-growth swamp forests. *Biol. Conserv.* 81(3):221–31

- Oishi Y. 2009. A survey method for evaluating drought-sensitive bryophytes in fragmented forests: a bryophyte life-form based approach. *Biol. Conserv.* 142(12):2854–61
- Oishi Y. 2018. The influence of microclimate on bryophyte diversity in an urban Japanese garden landscape. *Landsc. Ecol. Eng.* 15(2):167–76
- Økland HR, Rydgren K, Økland T. 2003. Plant species composition of boreal spruce swamp forests: closed doors and windows of opportunity. *Ecology*. 84(7):1909–19
- Økland RH. 1995. Population biology of the clonal moss *Hylocomium splendens* in norwegian boreal spruce forests. I. Demography. *J. Ecol.* 83(4):697
- Økland RH, Rydgren K, Økland T. 1999. Single-tree influence on understorey vegetation in a norwegian boreal spruce forest. *Oikos*. 87(3):488
- Oksanen AJ, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, et al. 2020. vegan: Community ecology package. R package version 2.5-7.
- Olaya V, Conrad O. 2009. Geomorphometry in SAGA. In *Geomorphometry: Concepts, Software, Applications*, Vol. 33, eds. T Hengl, HJ Reuter, pp. 293–308. Elsevier
- Oldén A, Raatikainen KJ, Tervonen K, Halme P. 2016. Grazing and soil pH are biodiversity drivers of vascular plants and bryophytes in boreal wood-pastures. *Agric. Ecosyst. Environ.* 222:171–84
- Oldén A, Selonen VAO, Lehtonen E, Kotiaho JS. 2019. The effect of buffer strip width and selective logging on streamside plant communities. *BMC Ecol.* 19(1):1–9
- Oliver MJ, Bewley JD. 1984. Plant desiccation and protein synthesis. *Plant Physiol.* 74(4):923–27
- Oliver MJ, Velten J, Mishler BD. 2005. Desiccation tolerance in bryophytes: a reflection of the primitive strategy for plant survival in dehydrating habitats? *Integr. Comp. Biol.* 45(5):788–99
- Opedal ØH, Armbruster WS, Graae BJ. 2015. Linking small-scale topography with microclimate, plant species diversity and intra-specific trait variation in an alpine landscape. *Plant Ecol. Divers.* 8(3):305–15
- Otýpková Z, Chytrý M. 2006. Effects of plot size on the ordination of vegetation samples. *J. Veg. Sci.* 17(4):465
- Paavola R, Muotka T, Virtanen R, Heino J, Jackson D, Mäki-Petäys A. 2006. Spatial scale affects community concordance among fishes, benthic macroinvertebrates, and bryophytes in streams. *Ecol. Appl.* 16(1):368–79
- Paliy O, Shankar V. 2016. Application of multivariate statistical techniques in microbial ecology. *Mol. Ecol.* 25(5):1032–57
- Palmer MW, White PS. 1994. Scale dependence and the species-area relationship. *Am. Nat.* 144(5):717–40
- Pärtel M, Helm A, Ingerpuu N, Reirer Ü, Tuvi E-L. 2004. Conservation of northern European plant diversity: the correspondence with soil pH. *Biol. Conserv.* 120(4):525–31
- Pasiche-Lisboa CJ, Booth T, Belland RJ, Piercey-Normore MD. 2019. Moss and lichen asexual propagule dispersal may help to maintain the extant community in boreal forests. *Ecosphere*. 10(9):e02823
- Patiño J, Weigelt P, Guilhaumon F, Kreft H, Triantis KA, et al. 2014. Differences in species-area relationships among the major lineages of land plants: a macroecological perspective. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23(11):1275–83
- Paton JA. 1999. *The Liverwort Flora of the British Isles*. Colchester: Harley Books
- Patzelt Z. 2007. Hydrologie a hydrogeologie. In *Plán péče o Národní Park České Švýcarsko. Rozbory*, eds. H Härtel, D Šteflová, J Drozd, pp. 32–35. Krásná Lípa: Správa Národního parku České Švýcarsko
- Pearson K. 1901. On lines and planes of closest fit to systems of points in space. *London, Edinburgh, Dublin Philos. Mag. J. Sci.* 2(11):559–72
- Pebesma E. 2018. Simple features for R: standardized support for spatial vector Data. *R J.* 10(1):439–46
- Peres-Neto PR, Legendre P, Dray S, Borcard D. 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*. 87(10):2614–25
- Pharo EJ, Beattie AJ. 2001. Management forest types as a surrogate for vascular plant, bryophyte and lichen diversity. *Aust. J. Bot.* 49(1):23–30
- Pharo EJ, Vitt DH. 2000. Local variation in bryophyte and macro-lichen cover and diversity in montane forests of western Canada. *Bryologist*. 103(3):455–66

- Piedallu C, Gégout J-C, Perez V, Lebourgeois F. 2013. Soil water balance performs better than climatic water variables in tree species distribution modelling. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 22(4):470–82
- Pihakaski K, Pihakaski S. 1979. Effects of chilling on the ultrastructure and net photosynthesis of *Pellia epiphylla*. *Ann. Bot.* 43(6):773–81
- Pilous Z, Duda J. 1960. *Klíč k určování mechorostů ČSR*. Praha: Nakladatelství ČSAV. 1st ed.
- Pitkin PH. 1975. Variability and seasonality of the growth of some corticolous pleurocarpous mosses. *J. Bryol.* 8(3):337–56
- Plášek V, Marková I. 2007. *Orthotrichum pulchellum* (Orthotrichaceae, Musci), new to the Czech Republic. *Acta Musei Morav. Sci. Biol.* 92:223–28
- Platt KA, Oliver MJ, Thomson WW. 1994. Membranes and organelles of dehydrated *Selaginella* and *Tortula* retain their normal configuration and structural integrity – freeze fracture evidence. *Protoplasma*. 178(1–2):57–65
- Pócs T. 1982. Tropical forest bryophytes. In *Bryophyte Ecology*, ed. A Smith, pp. 59–104. Dordrecht: Springer
- Potter KA, Woods HA, Pincebourde S. 2013. Microclimatic challenges in global change biology. *Glob. Chang. Biol.* 19(10):2932–39
- Pradervand JN, Dubuis A, Pellissier L, Guisan A, Randin C. 2014. Very high resolution environmental predictors in species distribution models: moving beyond topography? *Prog. Phys. Geogr.* 38(1):79–96
- Proctor MCF. 2000. The bryophyte paradox: tolerance of dessication, evasion of drought. *Plant Ecol.* 151(1):41–49
- Proctor MCF. 2004. How long must a desiccation-tolerant moss tolerate desiccation? Some results of 2 years data logging on *Grimmia pulvinata*. *Physiol. Plant.* 122(1):21–27
- QGIS Development Team. 2019. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project.
- Qui Y-L, Li L, Wang B, Chen Z, Knoop V, et al. 2006. The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 103(42):15511–16
- Raabe S, Müller J, Manthey M, Dürhammer O, Teuber U, et al. 2010. Drivers of bryophyte diversity allow implications for forest management with a focus on climate change. *For. Ecol. Manage.* 260(11):1956–64
- Rambo TR, Muir PS. 1998. Forest floor bryophytes of *Pseudotsuga menziesii*-*Tsuga heterophylla* stands in Oregon: influences of substrate and overstory. *Bryologist.* 101(1):116–30
- Rao RC. 1964. The use and interpretation of principal component analysis in applied research. *Indian J. Stat. Ser.* 26(4):329–58
- R Core Team. 2019. R: a language and environment for statistical computing.
- Reed RA, Peet RK, Palmer MW, White PS. 1993. Scale dependence of vegetation-environment correlations: a case study of a North Carolina piedmont woodland. *J. Veg. Sci.* 4(3):329–40
- Renaud V, Innes JL, Dobbertin M, Rebetez M. 2011. Comparison between open-site and below-canopy climatic conditions in Switzerland for different types of forests over 10 years (1998–2007). *Theor. Appl. Climatol.* 105(1):119–27
- Renzaglia KS, Ligrone R, Shaw AJ, Mishler BD, Schuette S, et al. 2007. Bryophyte phylogeny: advancing the molecular and morphological frontiers. *Bryologist.* 110(2):179–213
- Rice SK, Aclander L, Hanson DT. 2008. Do bryophyte shoot systems function like vascular plant leaves or canopies? Functional trait relationships in *Sphagnum* mosses (Sphagnaceae). *Am. J. Bot.* 95(11):1366–74
- Rice SK, Collins D, Anderson AM. 2001. Functional significance of variation in bryophyte canopy structure. *Am. J. Bot.* 88(9):1568–76
- Ross-Davis AL, Frego KA. 2002. Comparison of plantations and naturally regenerated clearcuts in the Acadian Forest: forest floor bryophyte community and habitat features. *Can. J. Bot.* 80(1):21–33
- Rotach MW, Calanca P. 2002. Microclimate. In *Encyclopedia of Atmospheric Sciences*, eds. JC Holton, JA Pyle, JA Curry, pp. 1301–7. Academic Press. 1st ed.
- Rubin J. 1967. Optimal classification into groups: an approach for solving the taxonomy problem. *J. Theor. Biol.* 15(1):103–44
- Rydin H. 1986. Competition and niche separation in *Sphagnum*. *Can. J. Bot.* 64(8):1817–24

- Schonbeck MW, Bewley JD. 1981. Responses of the moss *Tortula ruralis* to desiccation treatments. I. Effects of minimum water content and rates of dehydration and rehydration. *Can. J. Bot.* 59(12):2698–2706
- Schweiger AH, Beierkuhnlein C. 2016. Scale dependence of temperature as an abiotic driver of species distributions. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 25(8):1013–21
- Shaw JA, Renzaglia K. 2004. Phylogeny and diversification of bryophytes. *Am. J. Bot.* 91(10):1557–81
- Shoutis L, Patten DT, McGlynn B. 2010. Terrain-based predictive modeling of riparian vegetation in a northern rocky mountain watershed. *Wetlands.* 30(3):621–33
- Silva AC, Souza AF. 2018. Aridity drives plant biogeographical sub regions in the Caatinga, the largest tropical dry forest and woodland block in South America. *PLoS One.* 13(4):e0196130
- Simpson GG. 1943. Mammals and the nature of continents. *Am. J. Sci.* 241(1):1–31
- Skentos A. 2017. Topographic position index based landform analysis of Messaria (Ikaria Island, Greece). *Acta Geobalcanica.* 4(1):7–15
- Slavich E, Warton DI, Ashcroft MB, Gollan JR, Ramp D. 2014. Topoclimate versus macroclimate: how does climate mapping methodology affect species distribution models and climate change projections? *Divers. Distrib.* 20(8):952–63
- Smejkal J. 2007. Pedologická charakteristika území. In *Plán péče o Národní Park České Švýcarsko. Rozbory*, eds. H Härtel, D Šteflová, J Drozd, pp. 31–32. Krásná Lípa: Správa Národního parku České Švýcarsko
- Šmilauer P, Lepš J. 2014. *Multivariate Analysis of Ecological Data Using Canoco 5*. Cambridge: Cambridge University Press. 2nd ed.
- Smith AJ. 2004. *The Moss Flora of Britain and Ireland*. Cambridge: Cambridge University Press. 2nd ed.
- Södeström L. 1982. Sequence of bryophyte and lichens in relation to substrate variables of decaying coniferous wood in northern Sweden. *Nord. J. Bot.* 19(1959):53–72
- Sonnleitner M, Dullinger S, Wanek W, Zechmeister H. 2009. Microclimatic patterns correlate with the distribution of epiphyllous bryophytes in a tropical lowland rain forest in Costa Rica. *J. Trop. Ecol.* 25(3):321–30
- Sonwalkar M, Fang L, Sun D. 2010. Use of NDVI dataset for a GIS based analysis: a sample study of TAR Creek superfund site. *Ecol. Inform.* 5(6):484–91
- Spitale D. 2016. The interaction between elevational gradient and substratum reveals how bryophytes respond to the climate. *J. Veg. Sci.* 27(4):844–53
- Spitale D, Mair P, Nascimbene J. 2020. Patterns of bryophyte life-forms are predictable across land cover types. *Ecol. Indic.* 109:105799
- Sporn GS, Bos MM, Hoffstätter-Müncheberg M, Kessler M, Gradstein SR. 2009. Microclimate determines community composition but not richness of epiphytic understory bryophytes of rainforest and cacao agroforests in Indonesia. *Funct. Plant Biol.* 36(2):171–79
- Sporn GS, Bos MM, Kessler M, Gradstein SR. 2010. Vertical distribution of epiphytic bryophytes in an Indonesian rainforest. *Biodivers Conserv.* 19(3):745–60
- Stewart KJ, Mallik AU. 2006. Bryophyte responses to microclimatic edge effects across riparian buffers. *Ecol. Appl.* 16(4):1474–86
- Suchara I. 2007. *Praktikum vybraných ekologických metod*. Praha: Karolinum. 1st ed.
- Suggitt AJ, Gillingham PK, Hill JK, Huntley B, Kunin WE, et al. 2011. Habitat microclimates drive fine-scale variation in extreme temperatures. *Oikos.* 120(1):1–8
- Suggitt AJ, Platts PJ, Barata IM, Bennie JJ, Burgess MD, et al. 2017. Conducting robust ecological analyses with climate data. *Oikos.* 126(11):1533–41
- Sulyma R, Coxson DS. 2001. Microsite displacement of terrestrial lichens by feathermoss mats in late seral pine-lichen woodlands of north-central British Columbia. *Bryologist.* 104(4):505–16
- Táborská M, Kovács B, Németh C, Ódor P. 2020. The relationship between epixylic bryophyte communities and microclimate. *J. Veg. Sci.* 31(6):1170–81
- Tarara JM, Hoheisel GA. 2007. Low-cost shielding to minimize radiation errors of temperature sensors in the field. *HortScience.* 42(6):1372–79
- Tessler M, Truhn KM, Bliss-Moreau M, Wehr JD. 2014. Diversity and distribution of stream bryophytes: does pH matter? *Freshw. Sci.* 33(3):778–87

- Thiel H, Spribille T. 2007. Lichens and bryophytes on shaded sandstone outcrops used for rock climbing in the vicinity of Göttingen (southern Lower Saxony, Germany). *Herzogia*. 20:159–77
- Thom D, Sommerfeld A, Sebold J, Hagge J, Müller J, Seidl R. 2020. Effects of disturbance patterns and deadwood on the microclimate in European beech forests. *Agric. For. Meteorol.* 291:e108066
- Thomas PA, Proctor MCF, Maltby E. 1994. The ecology of severe moorland fire on the north York Moors: chemical and physical constraints on moss establishment from spores. *J. Ecol.* 82(3):457
- Tinya F, Márialigeti S, Király I, Németh B, Ódor P. 2009. The effect of light conditions on herbs, bryophytes and seedlings of temperate mixed forests in Örség, Western Hungary. *Plant Ecol.* 204(1):69–81
- Tng DYP, Dalton PJ, Jordan GJ. 2009. Does moisture affect the partitioning of bryophytes between terrestrial and epiphytic substrates within cool temperate rain forests? *Bryologist*. 112(3):506–19
- Toivonen JM, Suominen L, Gonzales-Inca CA, Trujillo Paucar G, Jones MM. 2017. Environmental drivers of vascular and non-vascular epiphyte abundance in tropical pre-montane cloud forests in northern Peru. *J. Veg. Sci.* 28(6):1198–1208
- Tolasz R, Míková T, Valeriánová A, Voženílek V. 2007. *Atlas podnebí Česka*. Praha, Olomouc: ČHMÚ
- Trachtová P. 2014. *Stanovištní nároky a prediktivní modelování výskytu druhu Huperzia selago*. Master thesis. Univerzita Karlova v Praze
- Trivedi MR, Berry PM, Morecroft MD, Dawson TP. 2008. Spatial scale affects bioclimate model projections of climate change impacts on mountain plants. *Glob. Chang. Biol.* 14(5):1089–1103
- Trommler M, Csaplovics E. 2005. Geoinformationsnetzwerke für die grenzüberschreitende Nationalparkregion Böhmisches-Sächsisches Schweiz
- Trommler M, Csaplovics E. 2008. Využití digitálního modelu terénu pro ochranu přírody a krajiny Labských pískovců. *Labské Pískovce - Hist. Příroda a Ochr. Území*, pp. 121–22. Děčín: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Správa CHKO Labské pískovce
- Tsiftsis S, Štípková Z, Kindlmann P. 2018. Role of way of life, latitude, elevation and climate on the richness and distribution of orchid species. *Biodivers. Conserv.* 28(1):75–96
- Turetsky MR. 2003. The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling author. *Bryologist*. 106(3):395–409
- Turner PAM, Pharo EJ. 2005. Influence of substrate type and forest age on bryophyte species distribution in tasmanian mixed forest. *Bryologist*. 108(1):67–85
- Tyler T. 2005. The bryophyte flora of Scanian sand-steppe vegetation and its relation to soil pH and phosphate availability. *Lindbergia*. 30(1):11–20
- Tyler T, Bengtsson F, Dahlberg CJ, Lönnell N, Hallingbäck T, Reitalu T. 2018. Determinants of bryophyte species composition and diversity on the Great Alvar of Öland, Sweden. *J. Bryol.* 40(1):12–30
- Tyler T, Olsson PA. 2016. Substrate pH ranges of south Swedish bryophytes – identifying critical pH values and richness patterns. *Flora Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants*. 223:74–82
- Uchida M, Muraoka H, Nakatsubo T, Bekku Y, Ueno T, et al. 2002. Net photosynthesis, respiration, and production of the moss *Sanionia uncinata* on a glacier foreland in the High Arctic, Ny-Ålesund, Svalbard. *Arctic, Antarct. Alp. Res.* 34(3):287–92
- Uličný D, Laurin J. 2008. Nové poznatky v sedimentární geologii západní části české křídý. *Labské Pískovce - Hist. Příroda a Ochr. Území*, pp. 30–34. Děčín: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Správa CHKO Labské pískovce
- Vanderpoorten A, Goffinet B. 2009. *Introduction to Bryophytes*. New York: Cambridge University Press
- Vanwalleghe T, Meentemeyer RK. 2009. Predicting forest microclimate in heterogeneous landscapes. *Ecosystems*. 12:1158–72
- Vařilová Z. 2007. Geologie a geomorfologie. In *Plán péče o Národní Park České Švýcarsko. Rozbory*, eds. H Härtel, D Šteflová, J Drozd, pp. 22–32. Krásná Lípa: Správa Národního parku České Švýcarsko
- Varner J, Dearing MD. 2014. The importance of biologically relevant microclimates in habitat suitability assessments. *PLoS One*. 9(8):e104648
- Vellend M, Srivastava DS, Anderson KM, Brown CD, Jankowski JE, et al. 2014. Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities. *Oikos*. 123(12):1420–30

- Virtanen R, Johnston AE, Crawley MJ, Edwards GR. 2000. Bryophyte biomass and species richness on the park grass experiment, Rothamsted, UK. *Plant Ecol.* 151(2):129–41
- Von Arx G, Dobbertin M, Rebetez M. 2012. Spatio-temporal effects of forest canopy on understory microclimate in a long-term experiment in Switzerland. *Agric. For. Meteorol.* 166–167:144–55
- Výroční zpráva ČHMÚ 2019
- Wang L, Liu H. 2006. An efficient method for identifying and filling surface depressions in digital elevation models for hydrologic analysis and modelling. *Int. J. Geogr. Inf. Sci.* 20(2):193–213
- Warton DI, Lyons M, Stoklosa J, Ives AR. 2016. Three points to consider when choosing a LM or GLM test for count data. *Methods Ecol. Evol.* 7(8):882–90
- Weibull H. 2016. Influence of tree species on the epilithic bryophyte flora in deciduous forests of Sweden. *J. Bryol.* 23(1):55–66
- Wierzcholska S, Dyderski MK, Jagodziński AM. 2020. Potential distribution of an epiphytic bryophyte depends on climate and forest continuity. *Glob. Planet. Change.* 193:e103270
- Wiklund K. 2003. Phosphorus concentration and pH in decaying wood affect establishment of the red-listed moss *Buxbaumia viridis*. *Can. J. Bot.* 81(6):541–49
- Wild J, Hadincová V, Holec J, Kopecký M, Marková I, et al. 2009. Komplexní monitoring území NP České Švýcarsko - botanika
- Wild J, Kopecký M, Macek M, Šanda M, Jankovec J, Haase T. 2019. Climate at ecologically relevant scales: a new temperature and soil moisture logger for long-term microclimate measurement. *Agric. For. Meteorol.* 268:40–47
- Wild J, Kopecký M, Svoboda M, Zenáhlíková J, Edwards-Jonášová M, Herben T. 2014. Spatial patterns with memory: tree regeneration after stand-replacing disturbance in *Picea abies* mountain forests. *J. Veg. Sci.* 25:1327–40
- Wild J, Macek M, Kopecký M, Zmeškalová J, Hadincová V, Trachtová P. 2013. Temporal and spatial variability of microclimate in sandstone landscape: detailed field measurement. *Sandstone Landscapes, Divers. Ecol. Conserv. Proc. 3rd Int. Conf. Sandstone Landscapes*, pp. 220–24
- Wisz MS, Hijmans RJ, Li J, Peterson AT, Graham CH, et al. 2008. Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Divers. Distrib.* 14(5):763–73
- Wolfenbarger DO. 1946. Dispersion of small organisms. *Am. Midl. Nat.* 35(1):2–152
- Xu M, Qi Y, Chen J, Song B. 2004. Scale-dependent relationships between landscape structure and microclimate. *Plant Ecol.* 173(1):39–57
- Zanatta F, Engler R, Collart F, Broennimann O, Mateo RG, et al. 2020. Bryophytes are predicted to lag behind future climate change despite their high dispersal capacities. *Nat. Commun.* 11(1):1–9
- Zellweger F, Braunisch V, Morsdorf F, Baltensweiler A, Abegg M, et al. 2015. Disentangling the effects of climate, topography, soil and vegetation on stand-scale species richness in temperate forests. *For. Ecol. Manage.* 349:36–44
- Zellweger F, Coomes D, Lenoir J, Depauw L, Maes SL, et al. 2019a. Seasonal drivers of understorey temperature buffering in temperate deciduous forests across Europe. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 28(12):1774–86
- Zellweger F, De Frenne P, Lenoir J, Rocchini D, Coomes D. 2019b. Advances in microclimate ecology arising from remote sensing. *Trends Ecol. Evol.* 34(4):327–41
- Zellweger F, De Frenne P, Lenoir J, Vangansbeke P, Verheyen K, et al. 2020. Forest microclimate dynamics drive plant responses to warming. *Science.* 368(6492):772–75
- Zeng Q. 2002. Two early light-inducible protein (ELIP) cDNAs from the resurrection plant *Tortula ruralis* are differentially expressed in response to desiccation, rehydration, salinity, and high light. *J. Exp. Bot.* 53(371):1197–1205
- Zevenbergen LW, Thorne CR. 1987. Quantitative analysis of land surface topography. *Earth Surf. Process. Landforms.* 12(1):47–56
- Zhukova YO, Yorkina N V, Budakova VS, Kunakh OM. 2021. The small-scale variation of herb-layer community structure in a riparian mixed forest. *Biosyst. Divers.* 28(4):390–98
- Zotz G, Schweikert A, Jetz W, Westerman H. 2000. Water relations and carbon gain are closely related to cushion size in the moss *Grimmia pulvinata*. *New Phytol.* 148(1):59–67

Internetové zdroje

ČÚZK - Český úřad zeměměřický a katastrální. <https://www.cuzk.cz/>

MapoMat. <http://webgis.nature.cz/mapomat/>

Mechorosty České republiky. <https://botanika.prf.jcu.cz/bryoweb/klic/index.php>

Module Vertical Distance to Channel Network / SAGA-GIS Module Library Documentation (v2.2.0).
http://www.saga-gis.org/saga_tool_doc/2.2.0/ta_channels_3.html

Onset HOBO and InTemp Data Loggers. <https://www.onsetcomp.com/>

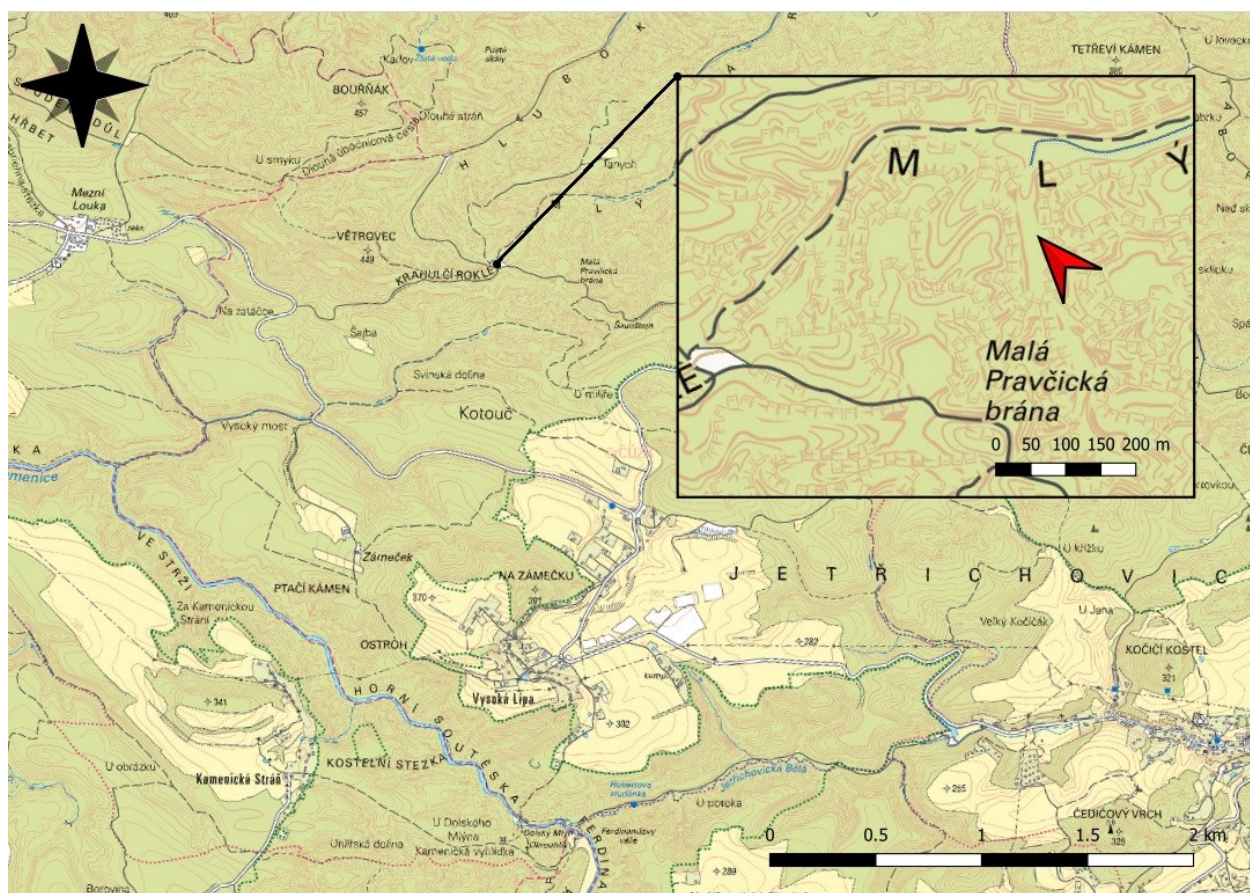
Pladias: Databáze české flóry a vegetace. <https://pladias.cz/>

Příroda a krajina Českosaského Švýcarska | Oficiální webové stránky NP České Švýcarsko a CHKO

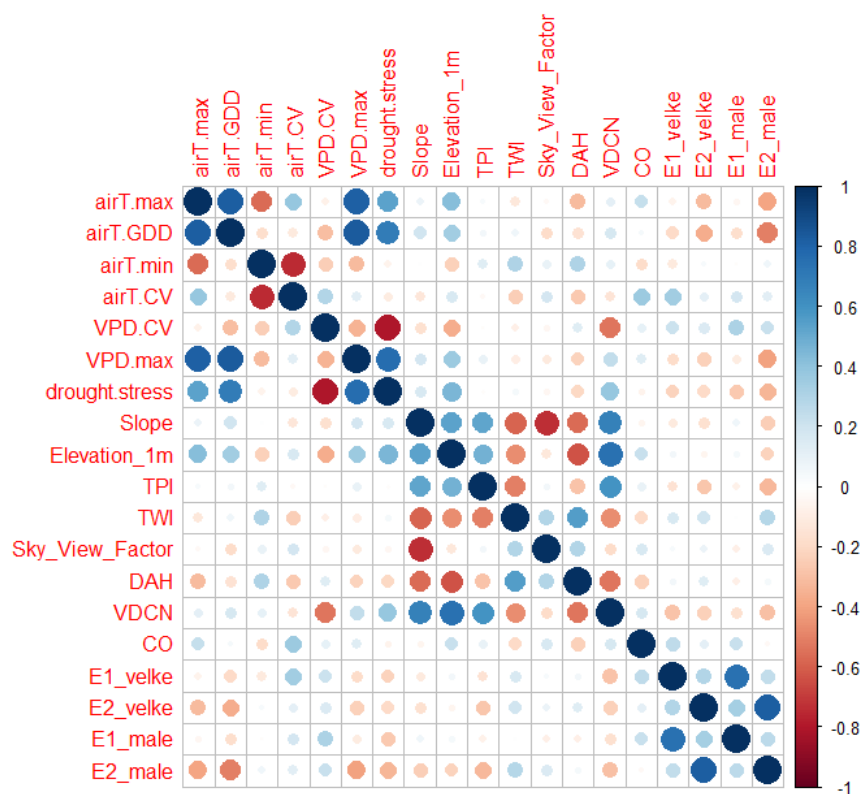
Labské pískovce. <https://www.npcs.cz/priroda-krajina-ceskosaskeho-svycarska>

Tool Wind Exposition Index / SAGA-GIS Tool Library Documentation (v7.1.1). http://www.saga-gis.org/saga_tool_doc/7.1.1/ta_morphometry_27.html

9. PŘÍLOHA

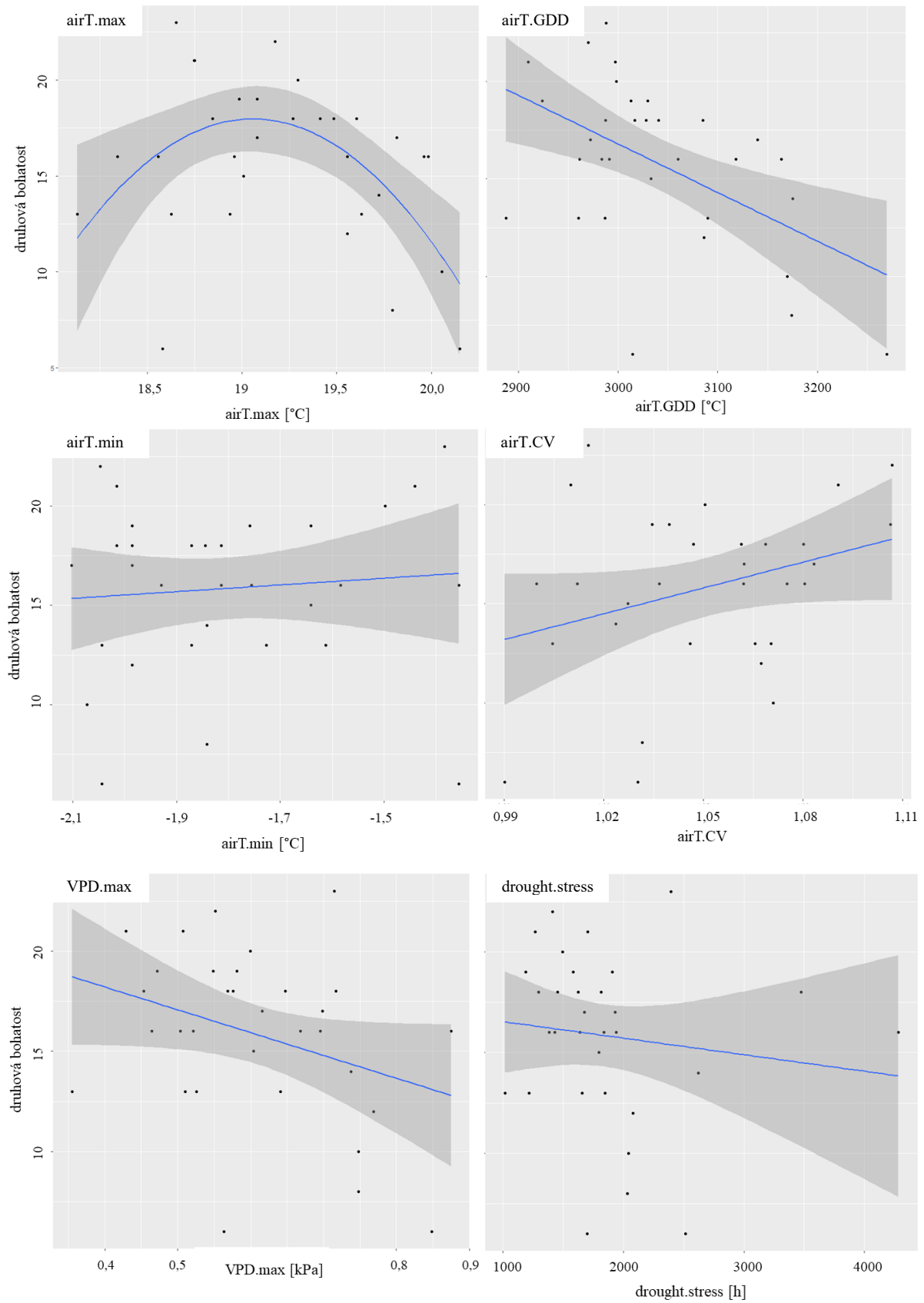


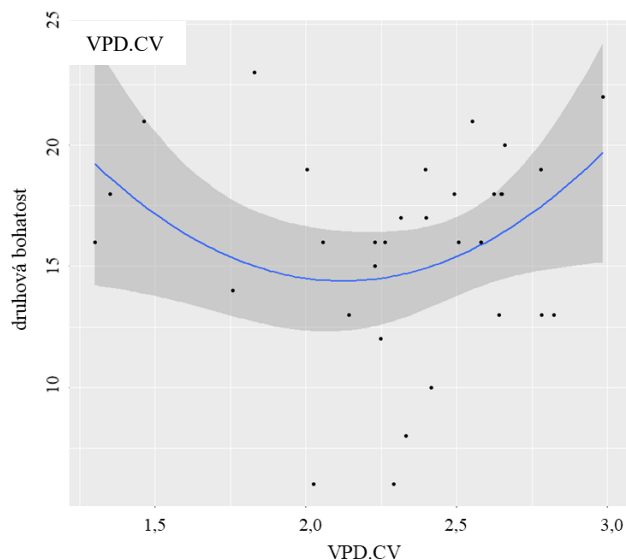
Obr. P1: Poloha rokle Bruchtig Grund (vyznačeno červenou šipkou), kde probíhala terénní část této diplomové práce. Zdroj mapového podkladu je ČÚZK (ČÚZK - Český úřad zeměměřický a katastrální).



Obr. P2: Korelační matice finálního výběru environmentálních prediktorů.

Velké snímky





Obr. P3: Predikce lineárních modelů závislosti druhové bohatosti mechorostů na vybraných mikroklimatických prediktorech. Uvádím na příkladu velkých snímků (u malých snímků obdobně). Šedě vyznačeny 95% intervaly spolehlivosti.

Tab. P1: Přehled mikroklimatických proměnných vypočtených ze sedmnáctiměsíčního *in situ* měření T_{air} a RH. Tučně je vyznačen finální výběr sedmi prediktorů používaných ve statistických analýzách.

| | Název proměnné | Jednotka | Rozsah | Vysvětlivky |
|-----|------------------------|----------|-----------------|--|
| 1. | <i>airT.max</i> | °C | 18,13-20,15 | 95. percentil všech naměřených hodnot T_{air} |
| 2. | <i>airT.min</i> | °C | -2,10-(-1,36) | 5. percentil všech naměřených hodnot T_{air} |
| 3. | <i>airT.mean</i> | °C | 6,17-6,97 | průměr všech naměřených hodnot T_{air} |
| 4. | <i>airT.median</i> | °C | 4,51-5,31 | medián všech naměřených hodnot T_{air} |
| 5. | <i>airT.CV</i> | – | 0,99-1,11 | variační koeficient všech naměřených hodnot T_{air} |
| 6. | <i>airT.GDD</i> | °C | 2887,89-3269,49 | suma teplot dní s průměrnou denní $T_{air} > 5\text{ °C}$ |
| 7. | <i>airT.FDD</i> | °C | 83,86-134,36 | absolutní hodnota sumy teplot dní s průměrnou denní $T_{air} < 0\text{ °C}$ |
| 8. | <i>high.temp</i> | den | 4-35 | počet dní s maximální denní $T_{air} > 25\text{ °C}$ |
| 9. | <i>airT.max.day</i> | °C | 8,48-10,06 | průměr denních maxim T_{air} (denní maximum T_{air} je 95. percentil hodnot T_{air} naměřených daný den) |
| 10. | <i>airT.min.day</i> | °C | 3,73-4,52 | průměr denních minim T_{air} (denní minimum T_{air} je 5. percentil hodnot T_{air} naměřených daný den) |
| 11. | <i>airT.mean.day</i> | °C | 6,17-6,96 | průměr denních průměrů T_{air} |
| 12. | <i>airT.CV.day</i> | – | 0,95-1,05 | průměr denních variačních koeficientů T_{air} |
| 13. | <i>RH.max</i> | % | 100-100 | 95. percentil všech naměřených hodnot RH |
| 14. | <i>RH90.max</i> | % | 98,34-100 | 90. percentil všech naměřených hodnot RH |
| 15. | <i>RH85.max</i> | % | 97,42-100 | 85. percentil všech naměřených hodnot RH |
| 16. | <i>RH80.max</i> | % | 96,68-100 | 80. percentil všech naměřených hodnot RH |
| 17. | <i>RH.min</i> | % | 57,02-78,01 | 5. percentil všech naměřených hodnot RH |
| 18. | <i>RH.mean</i> | % | 83,93-96,61 | průměr všech naměřených hodnot RH |
| 19. | <i>RH.median</i> | % | 85,10-100 | medián všech naměřených hodnot RH |
| 20. | <i>RH.CV</i> | – | 0,08-0,17 | variační koeficient všech naměřených hodnot RH |
| 21. | <i>RH.max.day</i> | % | 91,19-99,37 | průměr denních maxim RH (denní maximum RH je 95. percentil hodnot RH naměřených daný den) |
| 22. | <i>RH.min.day</i> | % | 75,88-91,87 | průměr denních minim RH (denní minimum RH je 5. percentil hodnot RH naměřených daný den) |
| 23. | <i>RH.mean.day</i> | % | 84,23-96,66 | průměr denních průměrů RH |
| 24. | <i>RH.CV.day</i> | – | 0,03-0,07 | průměr denních variačních koeficientů RH |
| 25. | <i>low.moisture</i> | hodina | 1245-6024 | počet hodin s RH < 10. percentil průměru <i>RH.mean</i> ze všech výzkumných ploch (91 %) |
| 26. | <i>VPD.max</i> | kPa | 0,36-0,86 | 95. percentil všech odvozených hodnot VPD |
| 27. | <i>VPD.min</i> | kPa | 0 | 5. percentil všech odvozených hodnot VPD |
| 28. | <i>VPD10.min</i> | kPa | 0-0,02 | 10. percentil všech odvozených hodnot VPD |
| 29. | <i>VPD15.min</i> | kPa | 0-0,03 | 15. percentil všech odvozených hodnot VPD |
| 30. | <i>VPD20.min</i> | kPa | 0-0,03 | 20. percentil všech odvozených hodnot VPD |
| 31. | <i>VPD.mean</i> | kPa | 0,06-0,24 | průměr všech odvozených hodnot VPD |
| 32. | <i>VPD.median</i> | kPa | 0-0,15 | medián všech odvozených hodnot VPD |
| 33. | <i>VPD.CV</i> | – | 1,30-2,98 | variační koeficient všech odvozených hodnot VPD |

| | | | | |
|-----|-----------------------|--------|-----------|--|
| 34. | <i>VPD.max.day</i> | kPa | 0,16-0,41 | průměr denních maxim VPD (denní maximum VPD je 95. percentil hodnot VPD daného dne) |
| 35. | <i>VPD.min.day</i> | kPa | 0-0,10 | průměr denních minim VPD (denní minimum VPD je 5. percentil hodnot VPD daného dne) |
| 36. | <i>VPD.mean.day</i> | kPa | 0,05-0,22 | průměr denních průměrů VPD |
| 37. | <i>VPD.CV.day</i> | – | 0,44-1,87 | průměr denních variačních koeficientů VPD |
| 38. | <i>drought.stress</i> | hodina | 1018-4282 | počet hodin s VPD > 90. percentil průměru <i>VPD.mean</i> ze všech výzkumných ploch (0,16 kPa) |

Tab. P2: Přehled topografických faktorů odvozených z DTM. Tučně je vyznačen finální výběr sedmi prediktorů používaných ve statistických analýzách.

| | Název topografické proměnné | Český název | Zkratka | Rozsah | Vysvětlivky |
|-----|--|------------------------------------|---------|---------------|---|
| 1. | <i>Elevation_1m</i> | nadmořská výška | – | 326,7-356,25 | nadmořská výška [m n. m.], rozlišení <i>gridu</i> 1 m |
| 2. | <i>Slope</i> | sklon | – | 4,82-71,98 | sklonitost terénu [°] |
| 3. | <i>Topographic_Position_Index</i> | topografický poziční index | TPI | -8,21-5,72 | rozdíl nadmořské výšky příslušné buňky rastru a průměrné nadm. výšky sousedních buněk v definovaném okruhu (30 m), záporné hodnoty TPI indikují, že buňka leží v menší nadmořské výšce než okolí, a naopak (Cristea et al. 2017) |
| 4. | <i>Diurnal_Anisotropic_Heating</i> | ohřev terénu během dne | DAH | -0,88-0,47 | potenciální míra ohřevu terénu během dne je funkcí sklonu a expozice terénu, pohybuje se mezi hodnotami od -1 do 1, nejvyšší hodnoty teoreticky odpovídají poměrům na strmých JZ svazích, hodnota 0 indikuje rovinu, hodnoty blízké se -1 odpovídají strmým severním svahům (Cristea et al. 2017) |
| 5. | <i>Wind_Exposition</i> | index expozice větru | – | 0,84-1,07 | bezrozměrný parametr vyjadřující míru vystavení větru, hodnoty > 1 značí exponovaná místa, hodnoty < 1 představují závětrí (<i>Tool Wind Exposition Index / SAGA-GIS Tool Library Documentation (v7.1.1)</i>) |
| 6. | <i>Vertical_Distance_to_Channel_Network</i> | výška nad říční sítí | VDCN | 0-25,04 | relativní výška nad teoretickým dnem říční sítě získaným interpolací z DTM (<i>Module Vertical Distance to Channel Network / SAGA-GIS Module Library Documentation (v2.2.0)</i>) |
| 7. | <i>Valley_Depth</i> | hloubka údolí | – | 5,94-32,99 | hloubka údolí vypočtená jako rozdíl nadmořské výšky příslušné buňky a hřebene, jenž byl odvozen podobně jako říční síť z invertovaného DTM (Skentos 2017) |
| 8. | <i>Topographic_Wetness_Index</i> | topografický vlhkostní index | TWI | -1,24-4,22 | relativní míra topograficky podmíněné potenciální vlhkosti místa (Moeslund et al. 2013), <i>proxy</i> půdní vlhkosti (Kopecký et al. 2020), funkce sklonitosti a povodí, vyšší hodnoty indikují vyšší tendenci k akumulaci vody v buňce rastru (Besnard et al. 2013) |
| 9. | <i>Direct_Insolation</i> | příkon přímého slunečního záření | – | 25,33-147,12 | odhad přímého příkonu slunečního záření [kWh / m ²] (Böhner & Antonić 2009; Luković et al. 2015), jedna ze složek faktoru <i>potential incoming solar radiation</i> |
| 10. | <i>Diffuse_Insolation</i> | příkon difúzního slunečního záření | – | 268,16-403,38 | odhad difúzního příkonu slunečního záření [kWh / m ²] (Böhner & Antonić 2009; Luković et al. 2015), jedna ze složek faktoru <i>potential incoming solar radiation</i> |

| | | | | | |
|-----|-------------------------|---|-----|----------------|--|
| 11. | <i>Total_Insolation</i> | celkový příkon slunečního záření | – | 330,03-1801,57 | odhad celkového příkonu slunečního záření [kWh / m ²], zahrnuje přímou (<i>Direct_Insolation</i>) i difúzní (<i>Diffuse_insolation</i>) složku slunečního záření dopadajícího na povrch terénu (Böhner & Antonić 2009; Luković et al. 2015), jedna ze složek faktoru <i>potential incoming solar radiation</i> |
| 12. | <i>Sky_View_Factor</i> | podíl viditelné části oblohy | SVF | 0,46-0,86 | podíl viditelné oblohy hemisféry, která není zakrytá okolním terénem, nabývá hodnot od 0 (zcela zakrytá obloha) do 1 (zcela nezakrytá obloha) (Häntzschel et al. 2005) |

Tab. P3: Přehled environmentálních prediktorů používaných v analýzách druhové bohatosti a druhového složení mechorostů. Výběr substrátových prediktorů použitých ve všech modelech je shodný (fixní): *favourable_type_substrate*, *Deadwood*, *Rock*.

| | Mikroklima | Topografie | Vegetační zápoj | Substrát | |
|----------------------|---|---|---|--|-------|
| | plný model pro <i>forward</i> selekci | 2. polynom <i>airT.max</i> , <i>airT.GDD</i> , <i>airT.min</i> , <i>airT.CV</i> , 2. polynom <i>VPD.CV</i> , <i>VPD.max</i> , <i>drought.stress</i> | <i>Slope</i> , <i>Elevation_1m</i> , TPI, TWI, SVF, DAH, VDCN | <i>CO</i> , <i>E1_male</i> , <i>E2_male/E1_velke</i> , <i>E2_velke</i> | fixní |
| druhová bohatost | LM druhová bohatost, malé snímky | <i>airT.GDD</i> , 2. polynom <i>airT.max</i> | DAH | <i>CO</i> , <i>E1_male</i> | fixní |
| | LM druhová bohatost, malé snímky, dle Blancheta et al. (2008) | <i>airT.GDD</i> , 2. polynom <i>airT.max</i> | – | – | fixní |
| | LM druhová bohatost, velké snímky | <i>airT.GDD</i> , 2. polynom <i>airT.max</i> , <i>airT.min</i> | DAH | <i>CO</i> , <i>E1_velke</i> | fixní |
| | LM druhová bohatost, velké snímky, dle Blancheta et al. (2008) | 2. polynom <i>airT.max</i> | – | – | fixní |
| druhové složení | db-RDA druhové složení, malé snímky | <i>airT.CV</i> | VDCN | <i>CO</i> | fixní |
| | db-RDA druhové složení, malé snímky, dle Blancheta et al. (2008) | – | – | – | fixní |
| | db-RDA druhové složení, velké snímky | <i>airT.CV</i> , <i>airT.GDD</i> | DAH, VDCN | <i>E1_velke</i> | fixní |
| | db-RDA druhové složení, velké snímky, dle Blancheta et al. (2008) | – | <i>Elevation_1m</i> , DAH, VDCN | – | fixní |
| různé typy substrátu | GLM druhová bohatost, lesní půda | <i>airT.GDD</i> | | | |
| | GLM druhová bohatost, mrtvé dřevo | <i>airT.CV</i> , <i>airT.min</i> | | | |
| | GLM druhová bohatost, skála | <i>airT.CV</i> , <i>airT.min</i> | | – | |
| | db-RDA druhové složení, lesní půda | <i>airT.CV</i> | | | |
| | db-RDA druhové složení, mrtvé dřevo | <i>VPD.max</i> | | | |
| | db-RDA druhové složení, skála | <i>drought.stress</i> | | | |

Tab. P4: Rozklad vysvětlené variability v druhové bohatosti a druhovém složení mechorostů mezi tři skupiny prediktorů (mikroklima, topografie, vegetační zápoj). Pořadí zkratk subs, veg, topo a klim odpovídá pořadí prediktorů v modelech, rozdílem jejichž R^2 jsem získala R^2 příslušné frakce.

Vysvětlivky: subs – fixní set substrátových prediktorů, veg – příslušný výběr vegetačních prediktorů, topo – příslušný výběr topografických prediktorů, klim – příslušný výběr mikroklimatických prediktorů. Výběr prediktorů pro konkrétní modely k nahlédnutí v Tab. P3. *Condition* je argument funkce *capscale* z R knihovny *vegan* (Oksanen et al. 2020) pro parciální analýzu (tj. pro práci s kovariáty).

| Lineární modely druhové bohatosti mechorostů | | | |
|--|--|---|--------------------------------|
| Frakce | | Výpočet frakce [R^2] | Test signifikance frakce |
| [a] | nezávislý vliv mikroklimatu | (subs + veg + topo + klim) - (subs + veg + topo) | ano |
| [b] | nezávislý vliv topografie | (subs + veg + klim + topo) - (subs + veg + klim) | ano |
| [c] | nezávislý vliv vegetačního zápoje | (subs + topo + klim + veg) - (subs + topo + klim) | ano |
| [d] | společný vliv mikroklimatu a topografie | ((subs + veg + topo + klim) - (subs + veg)) - ([a] + [b]) | ne |
| [e] | společný vliv topografie a vegetačního zápoje | ((subs + klim + veg + topo) - (subs + klim)) - ([b] + [c]) | ne |
| [f] | společný vliv mikroklimatu a vegetačního zápoje | ((subs + topo + klim + veg) - (subs + topo)) - ([a] + [c]) | ne |
| [g] | překryv vlivu všech environmentálních prediktorů | ((subs + veg + topo + klim) - (subs)) - ([a] + [b] + [c] + [d] + [e] + [f]) | ne |
| [h] | nevysvětlená variabilita | 1 - ([a] + [b] + [c] + [d] + [e] + [f] + [g]) | ne |

| Redundanční analýza založená na vzdálenosti druhového složení mechorostů | | | |
|--|--|---|--------------------------------|
| Frakce | | Výpočet frakce [R^2] | Test signifikance frakce |
| [a] | nezávislý vliv mikroklimatu | klim + <i>Condition</i> (subs + topo + veg) | ano |
| [b] | nezávislý vliv topografie | topo + <i>Condition</i> (subs + klim + veg) | ano |
| [c] | nezávislý vliv vegetačního zápoje | veg + <i>Condition</i> (subs + klim + topo) | ano |
| [d] | společný vliv mikroklimatu a topografie | klim + topo + <i>Condition</i> (subs + veg) - ([a] + [b]) | ne |
| [e] | společný vliv topografie a vegetačního zápoje | topo + veg + <i>Condition</i> (subs + klim) - ([b] + [c]) | ne |
| [f] | společný vliv mikroklimatu a vegetačního zápoje | klim + veg + <i>Condition</i> (subs + topo) - ([a] + [c]) | ne |
| [g] | překryv vlivu všech environmentálních prediktorů | klim + topo + veg + <i>Condition</i> (subs) - ([a] + [b] + [c] + [d] + [e] + [f]) | ne |
| [h] | nevysvětlená variabilita | 1 - ([a] + [b] + [c] + [d] + [e] + [f] + [g]) | ne |

Tab. P5: Seznam druhů nalezených při bryologickém snímkování všech 38 výzkumných ploch ve studované rokli. Taxonomická nomenklatura a kategorie ohrožení následují Kučerou et al. (2012). Kategorie dle vlhkostních nároků následují Dierbena (2001).

Vysvětlivky: M – Marchantiophyta, B – Bryophyta, h – hygrofytní, hm – hygro- až mezofytní, m – mezofytní, mx – mezo- až xerofytní, hx – hygro- až xerofytní.

| | Název druhu | Zkratka | Kategorie ohrožení (IUCN 3.1) | Frekvence výskytu velké; malé snímky [%] | Oddělení | Vlhkostní nároky |
|-----|------------------------------------|---------|----------------------------------|---|----------|---------------------|
| 1. | <i>Barbilophozia barbata</i> | BAR.BAR | LC | 2,6 %; 2,6 % | M | hx |
| 2. | <i>Bazzania flaccida</i> | BAZ.FLA | VU | 2,6 %; 2,6 % | M | hm |
| 3. | <i>Bazzania tricrenata</i> | BAZ.TCN | LR-nt | 2,6 %; 2,6 % | M | m |
| 4. | <i>Bazzania trilobata</i> | BAZ.TRI | LC | 89,5 %; 81,6 % | M | hm |
| 5. | <i>Brachytheciastrum velutinum</i> | BRA.VEL | LC | 7,9 %; 7,9 % | B | mx |
| 6. | <i>Brachythecium rutabulum</i> | BRA.RUT | LC | 5,3 %; 2,6 % | B | hm |
| 7. | <i>Bryum species</i> | BRY.sp | – | 2,6 %; 2,6 % | B | – |
| 8. | <i>Calypogeia azurea</i> | CAL.AZU | LC | 10,5 %; 2,6 % | M | hm |
| 9. | <i>Calypogeia integristipula</i> | CAL.INT | LC | 52,6 %; 42,1 % | M | hm |
| 10. | <i>Calypogeia muelleriana</i> | CAL.MUL | LC | 42,1 %; 21,1 % | M | m |
| 11. | <i>Calypogeia neesiana</i> | CAL.NEE | LC | 5,3 %; 5,3 % | M | hm |
| 12. | <i>Campylopus flexuosus</i> | CAM.FLE | LC | 36,8 %; 23,7 % | B | hm |
| 13. | <i>Cephalozia bicuspidata</i> | CEP.BIC | LC | 23,7 %; 7,9 % | M | hm |
| 14. | <i>Cephalozia lunulifolia</i> | CEP.LUN | LC | 10,5 %; 5,3 % | M | h |

| | | | | | | |
|-----|-----------------------------------|----------|--------|----------------|---|----|
| 15. | <i>Cephaloziella divaricata</i> | CEP.DIV | LC | 5,3 %; 2,6 % | M | mx |
| 16. | <i>Cephaloziella hampeana</i> | CEP.HAM | LC-att | 2,6 %; 2,6 % | M | hx |
| 17. | <i>Chiloscyphus cuspidatus</i> | CHIL.CUS | LC-att | 31,6 %; 23,7 % | M | h |
| 18. | <i>Chiloscyphus profundus</i> | CHIL.PRO | LC | 60,5 %; 39,5 % | M | hm |
| 19. | <i>Cynodontium species</i> | CYN.sp | – | 2,6 %; 2,6 % | B | – |
| 20. | <i>Dicranella heteromalla</i> | DIC.HET | LC | 65,8 %; 31,6 % | B | m |
| 21. | <i>Dicranodontium denudatum</i> | DIC.DEN | LC | 44,7 %; 36,8 % | B | hm |
| 22. | <i>Dicranoweisia cirrata</i> | DIC.CIR | LC | 2,6 %; 2,6 % | B | mx |
| 23. | <i>Dicranum fuscescens</i> | DIC.FUS | LC | 21,1 %; 10,5 % | B | mx |
| 24. | <i>Dicranum majus</i> | DIC.MAJ | VU | 10,5 %; 7,9 % | B | m |
| 25. | <i>Dicranum montanum</i> | DIC.MON | LC | 2,6 %; 2,6 % | B | mx |
| 26. | <i>Dicranum scoparium</i> | DIC.SCO | LC | 78,9 %; 57,9 % | B | hm |
| 27. | <i>Diplophyllum albicans</i> | DIP.ALB | LC | 13,2 %; 5,3 % | M | hm |
| 28. | <i>Herzogiella seligeri</i> | HER.SEL | LC | 5,3 %; 2,6 % | B | hm |
| 29. | <i>Hylocomium splendens</i> | HYL.SPL | LC | 2,6 %; 2,6 % | B | m |
| 30. | <i>Hypnum cupressiforme</i> | HYP.CUP | LC | 71,1 %; 57,9 % | B | mx |
| 31. | <i>Lepidozia reptans</i> | LEP.REP | LC | 84,2 %; 52,6 % | M | m |
| 32. | <i>Leucobryum glaucum</i> | LEU.GLA | LC | 7,9 %; 7,9 % | B | h |
| 33. | <i>Leucobryum juniperoideum</i> | LEU.JUN | LC | 86,8 %; 81,6 % | B | hm |
| 34. | <i>Lophozia ventricosa</i> | LOP.VEN | LC | 18,4 %; 15,8 % | M | hm |
| 35. | <i>Mylia taylorii</i> | MYL.TAY | LC | 50 %; 36,8 % | M | h |
| 36. | <i>Odontoschisma denudatum</i> | ODO.DEN | LC-att | 76,3 %; 47,4 % | M | mx |
| 37. | <i>Orthodontium lineare</i> | ORT.LIN | LC | 31,6 %; 15,8 % | B | m |
| 38. | <i>Plagiothecium curvifolium</i> | PLA.CUR | LC | 7,9 %; 2,6 % | B | hm |
| 39. | <i>Plagiothecium laetum</i> | PLA.LAE | LC | 18,4 %; 13,2 % | B | m |
| 40. | <i>Plagiothecium undulatum</i> | PLA.UND | LC | 34,2 %; 23,7 % | B | h |
| 41. | <i>Pleurozium schreberi</i> | PLE.SCH | LC | 36,8 %; 23,7 % | B | m |
| 42. | <i>Pohlia nutans</i> | POH.NUT | LC | 21,1 %; 13,2 % | B | hx |
| 43. | <i>Polytrichum commune</i> | POL.COM | LC | 5,3 %; 2,6 % | B | hm |
| 44. | <i>Polytrichum formosum</i> | POL.FOR | LC | 76,3 %; 76,3 % | B | m |
| 45. | <i>Pseudotaxiphyllum elegans</i> | PSE.ELE | LC | 44,7 %; 36,8 % | B | m |
| 46. | <i>Ptilidium pulcherrimum</i> | PTI.PUL | LC | 2,6 %; 2,6 % | M | m |
| 47. | <i>Pylaisia polyantha</i> | PYL.POL | LC | 5,3 %; 2,6 % | B | h |
| 48. | <i>Rhabdoweisia fugax</i> | RHA.FUG | LC | 2,6 %; 2,6 % | B | m |
| 49. | <i>Rhytidiadelphus loreus</i> | RHY.LOR | LC | 2,6 %; 2,6 % | B | hm |
| 50. | <i>Rhytidiadelphus squarrosus</i> | RHY.SQU | LC | 2,6 %; 2,6 % | B | m |
| 51. | <i>Riccardia multifida</i> | RIC.MUL | LC-att | 2,6 %; 2,6 % | M | h |
| 52. | <i>Sanionia uncinata</i> | SAN.UNC | LC | 2,6 %; 2,6 % | B | hm |
| 53. | <i>Scapania nemorea</i> | SCA.NEM | LC | 2,6 %; 2,6 % | M | hm |
| 54. | <i>Sciuro-hypnum curtum</i> | SCI.CUR | LC | 2,6 %; 2,6 % | B | m |
| 55. | <i>Sphagnum capillifolium</i> | SPH.CAP | LC | 36,8 %; 28,9 % | B | hm |
| 56. | <i>Sphagnum fimbriatum</i> | SPH.FIM | LC | 36,8 %; 2,6 % | B | hm |
| 57. | <i>Sphagnum flexuosum</i> | SPH.FLE | LC | 18,4 %; 7,9 % | B | h |
| 58. | <i>Sphagnum girgensohnii</i> | SPH.GIR | LC | 18,4 %; 15,8 % | B | h |
| 59. | <i>Sphagnum palustre</i> | SPH.PAL | LC | 5,3 %; 2,6 % | B | h |
| 60. | <i>Sphagnum quinquefarium</i> | SPH.QUI | LC | 13,2 %; 13,2 % | B | h |
| 61. | <i>Syzygiella autumnalis</i> | SYZ.AUT | VU | 2,6 %; 2,6 % | M | h |
| 62. | <i>Tetraphis pellucida</i> | TET.PEL | LC | 94,7 %; 76,3 % | B | hm |

Tab. P6: Výsledky lineárních modelů druhové bohatosti a db-RDA modelů druhového složení mechorostů.

Výsledek: p-hodnota 0 ‘***’, 0,001 ‘**’, 0,01 ‘*’, 0,05 ‘.’ (těsně nad hranicí zvolené alfa hladiny), klim – mikroklima, topo – topografie, veg – vegetační zápoj.

| | | Druhá bohatost | | | | | | |
|-------|-------------------|----------------|---|---------|-------------|---|---------|-------------|
| | | Model | Neočištěno o vliv substrátu (R ² ; R ² _{adj} ; p) | | | Očištěno o vliv substrátu (R ² ; R ² _{adj} ; p) | | |
| malé | substrát | | 52,32 % | 47,21 % | < 0,001 *** | – | | |
| | mikroklima | | 50,72 % | 45,44 % | < 0,001 *** | 15,83 % | 13,30 % | 0,006 ** |
| | topografie | | 4,66 % | 1,48 % | 0,236 | 0,00 % | 0,00 % | 0,981 |
| | vegetační zápoj | | 21,84 % | 16,45 % | 0,028 | 7,65 % | 5,06 % | 0,083 . |
| | klim + topo + veg | | 77,69 % | 68,56 % | < 0,001 *** | 25,37 % | 21,35 % | < 0,001 *** |
| velké | substrát | | 41,97 % | 35,75 % | 0,001 ** | – | | |
| | mikroklima | | 49,50 % | 42,01 % | < 0,001 *** | 31,60 % | 30,11 % | < 0,001 *** |
| | topografie | | 6,14 % | 3,02 % | 0,171 | 0,00 % | 0,00 % | 0,980 |
| | vegetační zápoj | | 18,02 % | 12,37 % | 0,056 . | 1,55 % | -3,10 % | 0,700 |
| | klim + topo + veg | | 78,88 % | 68,82 % | < 0,001 *** | 36,91 % | 33,07 % | < 0,001 *** |
| | | Druhé složení | | | | | | |
| | | Model | Neočištěno o vliv substrátu (R ² ; R ² _{adj} ; p) | | | Očištěno o vliv substrátu (R ² ; R ² _{adj} ; p) | | |
| malé | substrát | | 33,57 % | 26,46 % | < 0,001 *** | – | | |
| | mikroklima | | 14,37 % | 11,52 % | 0,001 ** | 7,88 % | 6,33 % | 0,074 . |
| | topografie | | 9,27 % | 6,24 % | 0,054 . | 9,44 % | 8,12 % | 0,006 ** |
| | vegetační zápoj | | 8,47 % | 5,42 % | 0,062 . | 6,30 % | 4,51 % | 0,139 |
| | klim + topo + veg | | 58,78 % | 48,88 % | < 0,001 *** | 25,20 % | 22,42 % | < 0,001 *** |
| velké | substrát | | 26,29 % | 18,39 % | 0,003 ** | – | | |
| | mikroklima | | 19,98 % | 14,46 % | 0,001 ** | 12,87 % | 9,06 % | 0,127 |
| | topografie | | 25,66 % | 20,53 % | < 0,001 *** | 20,85 % | 18,58 % | < 0,001 *** |
| | vegetační zápoj | | 8,07 % | 5,00 % | 0,106 | 5,86 % | 3,71 % | 0,214 |
| | klim + topo + veg | | 61,36 % | 47,92 % | < 0,001 *** | 35,07 % | 29,53 % | < 0,001 *** |